



**Étude de la transmission d'Echinococcus multilocularis
dans une grande agglomération : influence du
comportement alimentaire et de l'utilisation de l'espace
par le renard roux (Vulpes vulpes) sur la contamination
de l'environnement.**

Emmanuelle Robardet

► **To cite this version:**

Emmanuelle Robardet. Étude de la transmission d'Echinococcus multilocularis dans une grande agglomération : influence du comportement alimentaire et de l'utilisation de l'espace par le renard roux (Vulpes vulpes) sur la contamination de l'environnement.. Ecologie, Environnement. Université de Franche-Comté, 2007. Français. NNT : . tel-00338134

HAL Id: tel-00338134

<https://theses.hal.science/tel-00338134>

Submitted on 11 Nov 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Année 2007

THÈSE

Présentée à

L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ
UFR SCIENCES ET TECHNIQUES

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ
Spécialité : Sciences de la Vie et de la Santé
École Doctorale « Homme Environnement Santé »

Par

Emmanuelle ROBARDET
Née le 19/10/1980 à Besançon (Doubs)

ÉTUDE DE LA TRANSMISSION D'*ECHINOCOCCUS*
***MULTILOCULARIS* DANS UNE GRANDE AGGLOMERATION :**

INFLUENCE DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET DE
L'UTILISATION DE L'ESPACE PAR LE RENARD ROUX
(*VULPES VULPES*) SUR LA CONTAMINATION DE
L'ENVIRONNEMENT.

LABORATOIRE D'ÉTUDES ET DE RECHERCHES SUR LA RAGE ET LA PATHOLOGIE DES
ANIMAUX SAUVAGES (AFSSA)
LABORATOIRE DE BIOLOGIE ENVIRONNEMENTALE (EA3184 – UC INRA)

Soutenue le 9 Novembre 2007 à Besançon devant la commission d'examen :

Peter DEPLAZES (Professeur, Université de Zürich)	Rapporteur
Emmanuelle GILOT (Maître de Conférences, Université Claude Bernard Lyon 1) :	Rapporteur
Monique L'HOSTIS (Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes)	Examineur
Marie-Lazarine POULLE (Chargée de mission, 2C2A-CERFE)	Examineur
Franck BOUE (Ingénieur de Recherche, AFSSA Nancy)	co-Directeur de thèse
Patrick GIRAUDOUX (Professeur, Université de Franche-Comté)	co-Directeur de thèse

THÈSE

Présentée à

L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ
UFR SCIENCES ET TECHNIQUES

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ

Spécialité : Sciences de la Vie et de la Santé

École Doctorale « Homme Environnement Santé »

Par

Emmanuelle ROBARDET

Née le 19/10/1980 à Besançon (Doubs)

**ÉTUDE DE LA TRANSMISSION D'*ECHINOCOCCUS*
MULTILOCULARIS DANS UNE GRANDE AGGLOMERATION :**

**INFLUENCE DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET DE
L'UTILISATION DE L'ESPACE PAR LE RENARD ROUX
(*VULPES VULPES*) SUR LA CONTAMINATION DE
L'ENVIRONNEMENT.**

LABORATOIRE D'ÉTUDES ET DE RECHERCHES SUR LA RAGE ET LA PATHOLOGIE DES
ANIMAUX SAUVAGES (AFSSA)

LABORATOIRE DE BIOLOGIE ENVIRONNEMENTALE (EA3184 – UC INRA)

Soutenue le 9 Novembre 2007 à Besançon devant la commission d'examen :

Peter DEPLAZES (Professeur, Université de Zürich)

Rapporteur

Emmanuelle GILOT (Maître de Conférences, Université Claude Bernard Lyon 1) :

Rapporteur

Monique L'HOSTIS (Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes)

Examineur

Marie-Lazarine POULLE (Chargée de mission, 2C2A-CERFE)

Examineur

Franck BOUE (Ingénieur de Recherche, AFSSA Nancy)

co-Directeur de thèse

Patrick GIRAUDOUX (Professeur, Université de Franche-Comté)

co-Directeur de thèse

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse n'aurait pu être réalisé sans la participation et l'implication de nombreuses personnes que je tiens à remercier.

Je remercie l'AFSSA pour son soutien financier et le Dr Florence Cliquet, directrice du LERRPAS, pour m'avoir accueillie au sein de cette structure en mettant à disposition tous les moyens humains, matériels et financiers nécessaires au bon déroulement de ce travail.

Mes plus sincères remerciements au Pr Peter Deplazes et au Dr Emmanuelle Gilot-Fromont qui ont accepté d'être les rapporteurs de ce travail et au Pr Monique L'HOSTIS et au Dr Marie-Lazarine Poulle, membres du jury. Merci à tous d'avoir fait une lecture critique de ce mémoire et d'avoir proposé des améliorations très intéressantes.

Toute ma reconnaissance s'adresse également au Dr Franck Boué pour avoir dirigé ce travail, pour son soutien sans faille et pour ses remarques et conseils plus particulièrement sur la partie «analyse laboratoire» de ce travail.

Ma plus profonde et respectueuse gratitude va au Pr Patrick Giraudoux pour m'avoir initiée aux sciences de l'écologie lors de mon parcours universitaire et pour m'avoir fait connaître le monde de la recherche. Je le remercie également pour avoir suivi ce travail malgré la distance, pour ses remarques toujours bénéfiques et pour m'avoir guidée dans les méandres des modèles statistiques.

Merci au Dr Denis Augot pour la liberté et la confiance qu'il m'a accordées lors de l'encadrement de ce travail.

Je tiens à faire part de mes remerciements au Dr Jacques Barrat pour le vif intérêt porté à cette étude, les coups de pouces informatiques, cartographiques et pour les corrections apportées lors des phases de rédaction.

Je remercie tout particulièrement Christophe Caillot, technicien de l'AFSSA, pour avoir enduré, en ma compagnie, les escapades sur le terrain, de jour comme de nuit, la semaine comme le week-end, qu'il pleuve ou qu'il neige et pour avoir également participé à un travail de laboratoire souvent très odorant...

Je remercie également Benoît Combes, le Dr Marie-Lazarine Poulle, le Dr Francis Raoul, qui ont participé aux comités de pilotage, pour les discussions constructives qui ont fait évoluer ce travail.

Un grand merci aussi à:

- Jean-Michel Demerson pour le partage de sa grande expérience et pour son aide technique apportée sur le terrain.
- Delphine Muller pour son dynamisme et pour son aide lors des analyses de laboratoire.
- Benoît Combes et l'équipe de l'ERZ pour leur disponibilité et leur aide lors de la manipulation des renards.
- l'équipe du 2C2A-CERFE, plus particulièrement Marie-Lazarine Poulle et Rémi Helder pour m'avoir accueillie en début de parcours et m'avoir fait part de leurs connaissances concernant le suivi télémétrique de la faune sauvage.
- Le Pr Peter Deplazes et le Dr Sandra Staebler de l'Institut de Parasitologie de l'Université de Zürich pour avoir réalisé les analyses coprotests ELISA.
- Jacques Touvenin, président de l'association des piégeurs de Meurthe et Moselle, ainsi que les piégeurs et services techniques de la CUGN pour leur aimable collaboration dans la collecte de cadavres de renards roux.
- Vanessa Hormaz, Alexandre Servat, Marie-Eve Terrier pour la relecture de ce manuscrit.
- Denis Augot, Jacques Barrat, Christophe Caillot, Jean-Michel Demerson, Marie-Eve Terrier pour leur participation aux soirées de radiopistage.
- Sylvia Morand pour avoir participé à cette étude dans le cadre d'un stage.

Je souhaite également remercier les collègues que j'ai pu côtoyer lors de ces trois années:

- le personnel de l'AFSSA Nancy pour sa gentillesse et pour le cadre convivial dans lequel il m'ont accueillie.
- l'équipe du Laboratoire de Biologie Environnementale pour son accueil toujours sympathique : Renaud, Michaël, Francis, Thomas (mention spéciale pour le coatching d'avant soutenance !), Céline, Dom, etc...
- les « compagnons doctorants » : Mickaël Sage, Marie-Hélène Guislain, Jenny Knapp, Amélie Vaniscotte pour le partage de notre passion mais aussi de nos doutes et de nos craintes d'étudiants.

Un grand clin d'œil à mes compagnons de routes :

Les Ass On The Grass, David, Jean-Marc et Jeff pour les soirées R'n'Roll. Quoi qu'on en dise, la musique adoucit les mœurs !

Les potes de Nancy : David, Anne, Amélie, Tof, Nono, Delph, Lolo, Marie, Vincent , Gérald et Marie, pour les nombreuses soirées cht'imi et autres. Merci de votre réconfort et de m'avoir permis de déconnecter lorsque c'était nécessaire...

Et ceux de plus longue date : Claire, Nich, Aurore, Coralie, Sylvain, Aline, Memel, Nat, Adri et Alex.

Je n'oublie pas non plus nos associés roux à quatre pattes que nous avons pu observer et qui nous ont offert des moments inoubliables: Frantz, Martine, Skoda (star du petit écran grâce au réalisateur Dominique Hennequin), Juju, Toto, Chaussette, Noel et Junior et tout ceux que l'on a croisé et qui ont eu la chance de ne pas être baptisés...

Et enfin un grand merci à mes parents, Gérard et Ghislaine qui m'ont toujours soutenue dans mes choix professionnels et qui ont toujours cru en moi, à mon frère J.B futur prof de bio (La bio, on a du tomber dedans quand on était petit...) et au reste de ma famille pour leur soutien.

Et merci à cette complexe, étonnante, incroyable Nature, pour ce qu'elle est et pour m'avoir donné envie de tenter de la comprendre.

« C'est une triste chose de songer que la nature parle et que le genre humain ne l'écoute pas » Victor Hugo

« La science ne cherche pas à énoncer des vérités éternelles ou des dogmes immuables ; loin de prétendre que chaque étape est définitive et qu'elle a dit son dernier mot, elle cherche à cerner la vérité par approximations successives. » Bertrand Russell / 1872-1970 / ABC de la relativité

PRINCIPALES PUBLICATIONS ET PRESENTATIONS SUR LE SUJET

⌘ PUBLICATIONS :

Robardet E., Giraudoux P., Caillot C., Boue F., Cliquet F., Augot D., Barrat J.
Infection of foxes by *Echinococcus multilocularis* in urban and suburban areas of Nancy, France: influence of feeding habits and environment. **Accepté dans Parasite.**

⌘ COMMUNICATIONS ORALES :

Robardet E., Giraudoux P., Caillot C., Cliquet F., Augot D., Barrat J.
Influence of fox behaviour on infection by *Echinococcus multilocularis* in urban and suburban areas: impact of food habits and preliminary result of red foxes trajectories in Nancy, France.
XXII Congress of Hydatidology, May 14th-19th 2007, Athens, Greece.

Robardet E., Giraudoux P., Caillot C., Cliquet F., Augot D., Barrat J.
Echinococcus multilocularis in red foxes (*Vulpes vulpes*) from rural to urban area of Nancy city.
Xth Saar Lor Lux Meeting, September 13th 2006, Nancy, France.

Robardet E., Demerson J.M., Muller D., Boue F., Cliquet F., Augot D.
Echinococcus multilocularis in red foxes (*Vulpes vulpes*) and contamination of environment in a French city (Nancy).
XXVIIth Congress of the International Union of Game Biologist, August 28th-September 3th 2005, Hannover, Germany.

Robardet E., Demerson J.M., Muller D., Boue F., Cliquet F., Augot D.
Echinococcus multilocularis en milieu urbain (Nancy) : présence du parasite chez le renard roux (*Vulpes vulpes*) et travaux préliminaires sur la contamination environnementale.
Congrès de la Société Française de Parasitologie, 25-26 Mai 2005, Besançon, France.

Robardet E., Boucher J.M., Caillot C., Demerson J.M., Muller D., Augot D.
Investigation of *Echinococcus multilocularis* in Meurthe et Moselle department (France).
1st Symposium of the Scandinavian Baltic Society for Parasitology, May 26th-29th 2005, Vilnius, Lithuania.

TABLE DES MATIERES

A.	INTRODUCTION	1
A.1.	Ecologie des zoonoses en milieu urbain	1
A.2.	Le phénomène de renard urbain.....	4
A.2.1.	Origine du renard urbain en Europe	4
A.2.2.	Principales conséquences biologiques de l'urbanisation sur l'espèce <i>Vulpes vulpes</i>	5
A.2.2.1.	Régime alimentaire.....	5
A.2.2.2.	Domaines vitaux et structure sociale	5
A.2.2.3.	Cohabitation Homme/renard et conséquences sanitaires	6
A.3.	Le cycle parasitaire d'<i>Echinococcus multilocularis</i>.....	7
A.4.	Répartition géographique continentale	9
A.5.	Eco-épidémiologie du parasite en Europe	10
A.5.1.	Le concept de filtre	10
A.5.2.	Problématique multifactorielle à différents niveaux de perception.....	11
A.5.2.1.	Notion de niveau de perception	11
A.5.2.2.	Influence du climat	12
A.5.2.3.	Influence de la relation proie-prédateur.....	13
A.5.2.4.	Influence de la dynamique de populations des hôtes	13
A.5.2.5.	Influence du paysage	14
A.5.2.6.	Influence du comportement des hôtes	15
A.5.3.	Variabilité spatiale et temporelle de l'infection	15
A.5.3.1.	Variabilité spatiale de l'infection	15
A.5.3.2.	Variabilité temporelle de l'infection	16
A.6.	Etat des connaissances sur l'épidémiologie du parasite en zone urbanisée	17
A.6.1.	Gradient d'infection.....	17
A.6.2.	Disponibilité en hôtes intermédiaires et relations proie-prédateur.....	19
A.7.	Zone d'étude et définition des termes urbain, peri-urbain et rural.....	19
A.8.	Problématique et objectifs	22
A.9.	Organisation du mémoire	24
B.	PARTIE I : SUIVI DE L'INFECTION VULPINE PAR <i>ECHINOCOCCUS MULTILOCULARIS</i> EN ZONES URBAINE, PERI-URBAINE ET RURALE....	25
B.1.	Matériel et Méthodes.....	26
B.1.1.	Echantillonnage des renards roux.....	26
B.1.2.	Autopsie et prélèvements.....	26
B.1.3.	Détermination de l'âge	27
B.1.4.	Diagnostic de l'échinococcose	27
B.1.5.	Analyses statistiques.....	28

B.2. Résultats	29
B.2.1. Influence du niveau d'urbanisation, de l'âge, du sexe, de la saison et de l'année sur la présence du parasite	29
B.2.2. Analyse spatiale des prévalences.....	33
B.2.3. Distribution de la biomasse parasitaire.....	35
B.3. Discussion	36
B.3.1. Limite des analyses due au mode de prélèvement.....	40

C. PARTIE II : DISPONIBILITE EN *ARVICOLA TERRESTRIS* ET *MICROTUS SP.* LE LONG DU GRADIENT D'URBANISATION ET UTILISATION DE LA RESSOURCE DISPONIBLE PAR LE RENARD ROUX

C.1. Matériel et Méthodes.....	43
C.1.1. Choix des parcelles d'études	43
C.1.2. Estimation des densités relatives de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>Arvicola terrestris</i> ..	44
C.1.3. Piégeage de micromammifères dans les parcs et friches.....	45
C.1.4. Récolte de fèces et analyse du régime alimentaire	46
C.1.5. Analyses statistiques.....	47
C.1.5.1. Influence du niveau d'urbanisation sur les populations de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>A. terrestris</i>	48
C.1.5.2. Influence du milieu et de la saison sur les populations de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>A. terrestris</i>	48
C.1.5.3. Fréquences d'occurrence de rongeurs dans les fèces	49
C.2. Résultats	49
C.2.1. Disponibilité en micromammifères dans les parcs et friches	49
C.2.2. Influence du niveau d'urbanisation sur les indices de présence/absence de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>Arvicola terrestris</i>	50
C.2.3. Influence du milieu et de la saison sur les indices de présence/absence de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>Arvicola terrestris</i>	52
C.2.4. Fréquence d'occurrence des rongeurs dans les fèces	57
C.2.5. Utilisation de la ressource disponible selon le niveau d'urbanisation.....	59
C.3. Discussion	59
C.3.1. Disponibilité en micromammifères dans les parcs et friches	59
C.3.2. Influence du milieu sur les populations de <i>Microtus sp.</i>	60
C.3.3. Influence du niveau d'urbanisation et du milieu sur les populations d' <i>A. terrestris</i>	61
C.3.4. Utilisation de la ressource disponible selon le niveau d'urbanisation.....	62

D. PARTIE III : QUELLE EST L'INFLUENCE DES VARIATIONS DE REGIME ALIMENTAIRE DU RENARD ROUX SUR L'INFECTION PAR *E. MULTILOCULARIS*?

D.1. Problèmes liés au choix du matériel biologique dans l'estimation du régime alimentaire.....	65
---	-----------

D.2. Infection of foxes by <i>Echinococcus multilocularis</i> in urban and suburban areas of Nancy, France: influence of feeding habits and environment. E. Robardet, P. Giraudoux, C. Caillot, F. Boue, F. Cliquet, D. Augot, J. Barrat.	67
---	-----------

E. PARTIE IV : DISTRIBUTION DES FECES LE LONG DU GRADIENT D'URBANISATION ET INFLUENCE DE QUELQUES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES SUR LE STATUT INFECTIEUX DES FECES..... 86

E.1. Matériel et Méthodes.....	87
E.1.1. Parcelles d'étude.....	87
E.1.2. Estimation des densités relatives de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>Arvicola terrestris</i> et collecte de fèces.....	88
E.1.3. Coprotest ELISA (Enzyme-Linked Immunoborbent Assay).....	88
E.1.3.1. Principe du test	88
E.1.3.2. Réalisation du test.....	88
E.1.3.3. Calcul de la densité optique.....	89
E.1.4. Analyses statistiques.....	90
E.1.4.1. Analyse des densités de fèces.....	90
E.1.4.2. Analyse des densités optiques	92
E.2. Résultats	93
E.2.1. Densités de fèces	93
E.2.1.1. Influence de l'urbanisation sur les densités de fèces.....	95
E.2.1.2. Influence du milieu, de la saison et des densités de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>A. terrestris</i> sur les densités de fèces	96
E.2.2. Statut infectieux des populations fécales.....	98
E.2.2.1. Influence de l'urbanisation sur le statut infectieux des fèces	98
E.2.2.2. Influence du milieu, de la saison et des densités de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>A. terrestris</i> sur le statut infectieux des fèces.....	99
E.2.2.3. Répartition spatiale des densités optiques	100
E.3. Discussion	101
E.3.1. Distribution des fèces de renards roux	102
E.3.2. Avantages et inconvénients de l'approche épidémiologique par technique ELISA	104
E.3.3. Distribution de l'infection des populations fécales	105

F. PARTIE V : UTILISATION DE L'ESPACE URBAIN PAR LE RENARD ROUX..... 107

F.1. Matériel et Méthodes.....	108
F.1.1. Colliers GPS	108
F.1.2. Programmation des colliers	109
F.1.3. Précision des mesures.....	109
F.1.4. Capture des renards	111
F.1.5. Equipement des renards.....	112
F.1.6. Recapture des individus et collecte des données	112
F.1.7. Utilisation de l'espace	113
F.1.7.1. Estimation des domaines vitaux	113
F.1.7.2. Utilisation de l'habitat	114

F.1.7.3.	Analyse des trajectoires et sites attractifs	115
F.2.	Résultats	116
F.2.1.	Estimation des domaines vitaux	117
F.2.2.	Utilisation de l'habitat urbain	119
F.2.3.	Trajectoires nocturnes.....	122
F.2.4.	Ressource alimentaire des sites attractifs	131
F.3.	Discussion	133
F.3.1.	Succès de capture et re-capture	133
F.3.2.	Superficie des domaines vitaux	133
F.3.3.	Utilisation de l'habitat	134
F.3.4.	Parcours nocturnes et composition des sites attractifs.....	135
G.	DISCUSSION GENERALE	137
G.1.	Infection du renard roux.....	137
G.1.1.	Prévalences vulpines (Figure 35 c).....	137
G.1.2.	Disponibilité en hôtes intermédiaires (Figure 35 a)	138
G.1.3.	Utilisation de la ressource disponible par le renard roux (Figure 35 I)....	138
G.1.4.	Variations de régime alimentaire (Figure 35 b)	139
G.2.	Dispersion du parasite par le renard roux	139
G.2.1.	Biomasse parasitaire (Figure 35 c)	139
G.2.2.	Densités de fèces et contamination de l'environnement (Figure 35 d et e)....	140
G.2.3.	Utilisation de l'espace urbain par le renard roux (Figure 35 II).....	140
G.3.	Dynamique spatiale du parasite en milieu urbain.....	141
G.4.	Apport de l'étude dans la mise en place de stratégies de lutte et de prévention de la parasitose	144
H.	CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	146
I.	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	150

A. INTRODUCTION

A.1. Ecologie des zoonoses en milieu urbain

D'ici 2025, plus de 65% de la population humaine mondiale résidera en ville et la surface des aires urbaines sera doublée (United Nation Department of Economic and Social Affairs, 2003). L'augmentation générale des populations humaines ainsi que leurs migrations des aires rurales vers les aires urbaines conduisent au développement des tissus urbains (Shochat et al. 2006). Cette urbanisation implique une des formes les plus extrêmes de modification du paysage par la création de zones de bâti dense, diversement parsemées d'espaces verts plus ou moins naturels (Miller et Hobbs 2002). L'urbanisation modifie les communautés végétales et animales en diminuant la biodiversité et en favorisant les fortes densités des espèces adaptées aux milieux anthropiques (McKinney 2006). En effet, les modifications environnementales apportées par l'urbanisation imposent généralement des conditions biotiques plus stables, des habitats aux structures simplifiées et des modifications des interactions trophiques (McKinney 2002, Olden et al. 2006).

Selon la biologie d'un agent pathogène, ces bouleversements écologiques conduisent donc probablement à des modifications de leurs modalités de transmission. L'émergence de pathogènes, plus particulièrement dans des lieux à forte densité humaine, pourrait augmenter le risque de transmission à l'Homme et infliger des répercussions socio-économiques désastreuses. L'étude de l'acclimatation des zoonoses aux environnements urbains est donc d'un intérêt de santé publique.

La réponse des interactions hôtes–pathogènes à l'urbanisation peut être envisagée sous différents scénarios applicables à la fois aux maladies monoxènes (la transmission peut se réaliser au sein d'une seule espèce) et aux maladies à plusieurs hôtes (la transmission nécessite au moins deux espèces pour se réaliser) (Figure 1):

Scénario 1 : Le pathogène affecte une espèce qui s'accommode à l'environnement urbain. La dynamique d'infection peut évoluer le long du gradient d'urbanisation et peut même conduire, dans certains cas, à une augmentation de la prévalence dans les

milieux urbains et sub-urbains. De tels schémas pourraient être attribués à des maladies telles que la toxoplasmose ou la rage (Bradley et Altizer 2007). Les conditions de transmission sont alors favorisées par les fortes densités des hôtes.

Scénario2 : Le pathogène affecte une espèce adaptée à des habitats spécifiques de l'environnement urbain (exemple : parcs). La fragmentation des habitats en milieu urbain conduit à une distribution des populations en îlots et donc à une faible interaction entre les populations d'hôtes voire à aucune interaction s'il n'y a pas de connectivité possible entre les habitats. La transmission du pathogène serait alors fortement dépendante de la superficie et de la connectivité entre ces habitats. Lorsque la fragmentation affecte la biodiversité locale au profit d'une espèce hôte sensible, la fragmentation des habitats peut alors conduire à une augmentation locale des populations d'hôtes et à une augmentation locale du taux d'infection comme cela a été montré aux Etats-Unis pour la tique occidentale à pattes noires (*Ixodes scapularis*) principale espèce réservoir naturel de la maladie de Lyme due à la bactérie *Borrelia burgdorferi* (Allan et al. 2002, Brownstein et al. 2005).

Scénario 3 : Le pathogène affecte une espèce non accommodée à l'environnement urbain. Si l'hôte principal est inadapté à l'environnement urbain, la transmission peut malgré tout être réalisée au travers d'hôtes « secondaires » mais avec une sensibilité moindre de contracter, d'amplifier et de transmettre le pathogène qu'avec l'hôte principal. La réduction de la biodiversité le long du gradient rural urbain conduit donc le pathogène à une transmission à « effet dilué » (LoGiudice et al. 2003, Keesing et al. 2006).

Dans le cas des maladies à plusieurs hôtes, les conditions de transmission sont plus complexes et se réalisent par le maintien d'interactions entre les espèces hôtes. La situation épidémiologique peut également être directement conditionnée par des facteurs abiotiques lorsque le pathogène se transmet par l'intermédiaire d'une phase libre.

Dans le cadre d'une urbanisation croissante, les auteurs s'accordent sur l'importance de l'étude des maladies de la faune sauvage le long du gradient d'urbanisation et sur la nécessité de comprendre l'effet de dilution ainsi que son impact sur le développement des pathogènes en zone urbaine afin de mieux y évaluer les risques de transmission à

l'Homme (Bradley et Altizer 2007). Le renard roux (*Vulpes vulpes*), au comportement très flexible, est aujourd'hui observé dans de nombreuses villes européennes. Or, cette espèce peut être porteuse de zoonoses transmissible à l'Homme, dont l'Echinococcose alvéolaire déclarée comme maladie « prioritaire » dans les programmes d'actions de l'Institut Nationale de Veille Sanitaire (Capek et al. 2006).

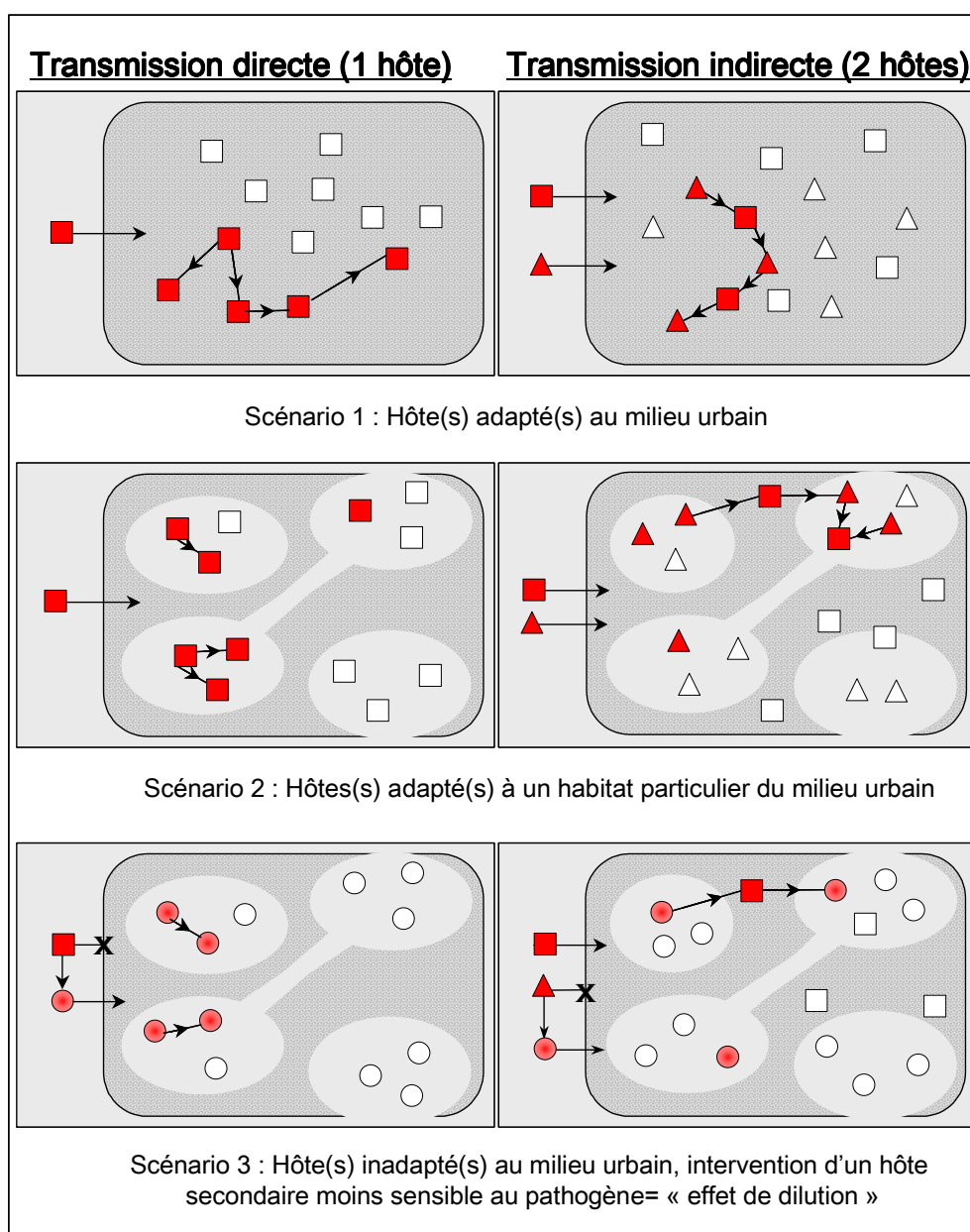


Figure 1: Représentation schématique des différents moyens d'adaptation d'un pathogène aux environnements urbanisés. Rouge : infecté. Rouge dégradé : infecté à moindre sensibilité. Blanc : sain. Carré, triangle, rond : espèces différentes.

A.2. Le phénomène de renard urbain

A.2.1. Origine du renard urbain en Europe

Le phénomène de renard urbain est initialement Britannique. Les premières apparitions des renards aux abords de grandes villes ont été rapportées pendant les années 30 dans la périphérie de Londres (Teagle 1967). Dès 1965, l'espèce *Vulpes vulpes* était répandue sur l'ensemble du territoire de la ville avec une distribution en tache atteignant des densités de cinq groupes familiaux par km² (Harris 1977). Ce phénomène a ensuite été observé et étudié dans de nombreuses autres villes britanniques dont principalement Bristol, Oxford et Edimbourg. Harris et Rayner (1986) ont mis en évidence que les changements dans la politique de l'habitat des années 30, favorisant les zones résidentielles au bâti lâche, ont contribué à la création d'un habitat favorable au renard et donc à son urbanisation.

Depuis une dizaine d'années, ce phénomène semble s'être étendu au continent Européen. En effet, le renard est observé de plus en plus fréquemment aux abords de grandes villes comme Oslo (Norvège), Arhus (Danemark), Stuttgart (Allemagne) et Zurich (Suisse) (Gloor et al. 2001, Deplazes et al. 2004). En Suisse, la présence du renard a été relevée dans 28 des 30 plus grandes villes (Gloor et al. 2001). En France, seules quelques études préliminaires à Paris (Debuf 1987), Nantes (Lechat 1995, Richomme 2002, Guitton 2003) et Annemasse (Sigaud 2003) mentionnent l'existence de renards urbains. L'augmentation des populations de renard roux en Europe semble être en partie à l'origine de cette expansion (Romig et al. 1999b). A titre d'exemple, les IKA (Indices Kilométriques d'Abondance) sont passés de 0,10 à 0,70 entre 1989 et 2000 dans le département de Moselle (Ruelle et Stahl 2003). Certains auteurs y voient la conséquence directe de la réussite des campagnes de vaccination contre la rage (Breitenmoser et al. 2000, Chautan et al. 2000) bien que les augmentations de populations de renards roux aient également été observées dans des pays indemnes de rage comme au Royaume-Uni (Kolb et Hewson 1980). Ces augmentations de population accompagnées du développement des banlieues européennes ont certainement favorisé l'apparition du renard roux dans les milieux urbanisés. Ces lieux, parsemés d'espaces verts naturels ou non, constituent des zones de nourrissage et de refuge pour le renard, tout comme les structures artificielles abandonnées telles que les entrepôts ou les friches industrielles.

A.2.2. Principales conséquences biologiques de l'urbanisation sur l'espèce *Vulpes vulpes*

A.2.2.1. Régime alimentaire

L'espèce *Vulpes vulpes*, de par son opportunisme, possède un spectre alimentaire très varié et dépendant de la disponibilité en ressources des habitats qu'elle exploite. Généralement la composition du régime alimentaire des renards urbains se trouve modifiée par rapport à celle des individus ruraux. En effet, les détritiques et autres nourritures liées à l'Homme constituent souvent une part importante dans leur régime alimentaire. La proportion de ce type de nourriture, déterminée à partir de l'analyse de contenus stomacaux, reste cependant très variable d'une ville à l'autre : entre 2,9% à Nantes (Richomme 2002) et 64% à Bristol (Saunders et al. 1993). Outre la consommation d'ordures et de déchets d'origine humaine, des observations britanniques ont montré que le renard urbain utilisait une grande variété de ressources à l'image de ses congénères ruraux. En effet leur régime alimentaire est généralement composé de fruits, micromammifères, lombrics, insectes, oiseaux et charognes. La part relative de chaque catégorie est également très variable entre les saisons et d'une ville à une autre.

A.2.2.2. Domaines vitaux et structure sociale

Le domaine vital, portion de l'espace exploitée par un animal pour subvenir à ses besoins, est théoriquement différent du territoire qui correspond plus à un concept social et à une défense de surface. Chez le renard roux, l'un et l'autre sont cependant souvent superposés (White et al. 1996). La taille des domaines vitaux des renards urbains est généralement inférieure à celle des domaines vitaux des renards ruraux. Vu l'importance des ressources alimentaires disponibles, anthropiques ou non, les renards urbains colonisent des territoires plus petits permettant d'atteindre des densités remarquables de 6,9 adultes par km², comme cela a été observé dans la ville de Zürich (Deplazes et al. 2004). Les domaines vitaux d'une surface de quelques dizaines d'hectares en ville (Harris 1980, Trehwella et al. 1988, Doncaster et Macdonald 1991, Hegglin et al. 1998) atteignent plusieurs centaines d'hectares en campagne (Artois 1989, Henry 2004). La superficie du domaine vital d'un renard étant en partie liée à ses besoins énergétiques et à la richesse du milieu, la comparaison des superficies des domaines vitaux donne donc une indication quant à la productivité relative de

l'environnement (Saunders et al. 1993). La taille des domaines vitaux présente une large variabilité entre villes et entre secteurs d'une même ville, notamment en fonction des types d'habitats disponibles (Harris et Rayner 1986). Comme en milieu rural, ces domaines vitaux présentent, en un même lieu, des variations temporelles importantes. A Edimbourg, la taille des domaines vitaux atteignait un maximum pendant l'hiver (Kolb 1985). A Bristol, alors que la taille des domaines vitaux était stable, une épidémie de gale sarcoptique a provoqué une augmentation de leur taille de l'ordre de 600% par appropriation des surfaces laissées vacantes par les individus morts (Baker et al. 2000).

Le renard roux présente une grande variabilité de structure sociale. Autrefois considéré comme ayant un comportement de type solitaire, il a depuis été observé évoluant dans une structure sociale de type couple, mais également en groupe (Macdonald 1979, Harris et Smith 1987, Poulle et al. 1994, Baker et al. 1998, Henry 2004). Cette structure sociale nommée « groupe spatial » a été mise en évidence par Macdonald (1983) et est fréquemment observée en milieu urbain. Elle correspond à la formation d'un groupe occupant un même territoire mais avec des interactions très limitées entre les individus puisque ceux-ci se déplacent et chassent seuls. Elle diffère donc largement des groupes sociaux où la coopération pour la chasse et la défense du territoire semble être un élément déterminant. L'origine de la formation de ces groupes spatiaux semble liée à la distribution, à la fluctuation et au renouvellement des ressources alimentaires (Ressource Dispersion Hypothesis) (Macdonald 1981, Doncaster et Macdonald 1991) et à la disponibilité en gîtes diurnes (Lovari et al. 1996).

A.2.2.3. Cohabitation Homme/renard et conséquences sanitaires

La cohabitation entre le renard roux et l'homme au sein d'une agglomération pose le problème d'un risque accru de transmission de zoonoses. En effet, le renard roux est susceptible de transmettre plusieurs agents pathogènes communs à l'Homme et aux animaux dont les plus connus et dangereux sont la rage et l'échinococcose alvéolaire. La rage, maladie due à un Rhabdovirus du genre *Lyssavirus* sévit de façon enzootique sur tous les continents et dans la plupart des pays. En France, la mise en place de campagnes de vaccination orale des populations de renards a permis d'éradiquer la maladie (dernier cas de rage vulpine en décembre 1998) de sorte que le pays est officiellement indemne de rage depuis 2001 selon les critères de l'OIE (Organisation

mondiale de la santé animale). L'échinococcose alvéolaire, due à *Echinococcus multilocularis* est une pathologie humaine endémique dans l'est de la France où l'infection du renard roux a été mise en évidence dans les années 70 (Coudert et al. 1970). Actuellement, en France, seules deux études réalisées sur les communautés de communes de Pontarlier et d'Annemasse abordent la problématique de la transmission de ce parasite en milieu urbanisé (Sigaud 2003).

A.3. Le cycle parasitaire d'*Echinococcus multilocularis*

Echinococcus multilocularis est un cestode de la famille des Taeniidea décrit pour la première fois dans les années 50 (Rausch et Schiller 1951) mais connu en fait depuis le siècle dernier (Leuckart, 1863). Ce parasite se perpétue selon un cycle qui implique deux hôtes mammaliens et un stade libre dans l'environnement.

La forme adulte se développe dans l'intestin de carnivores, hôtes définitifs, alors que la phase larvaire (métacystode) est hébergée par des micromammifères, principalement dans le foie. Le passage de l'hôte intermédiaire à l'hôte définitif se réalise dans un système proie-prédateur. Le cycle typique est sylvatique et implique principalement des renards des genres *Vulpes* et *Alopex* mais également des coyotes, loups et chats forestiers comme hôtes définitifs. La longévité du ver adulte dans l'intestin des carnivores est de 3 à 4 mois débutant par une phase de maturation d'environ un mois (période pré-patente). Plus de 40 espèces dont les rongeurs des familles Arvicolidae, Cricetidae, Dipodidae, Muridae, Sciuridae, les insectivores des familles Soricidae, Talpidae et les lagomorphes de la famille des Ochotonidae ont été identifiés comme hôtes intermédiaires (Rausch 1995). La sensibilité au parasitisme des hôtes intermédiaires diffère d'une espèce à l'autre (Pétavy et al. 1984). Parmi les espèces européennes, la sous famille des arvicolinés (genres *Arvicola*, *Microtus* et *Myodes*) présente les hôtes les plus réceptifs (Vogel 1960). Le cycle du parasite peut intégrer quelques espèces domestiques comme le chien et le chat bien que les différentes infestations expérimentales réalisées tendent à montrer que le chien est plus réceptif que le chat (Kapel et al. 2006). Lorsque ces animaux sont contaminés par des espèces sylvatiques (campagnols) on parlera de cycle semi-sylvatique alors qu'une contamination par des rongeurs commensaux de l'homme (souris domestiques) définira

un cycle domestique. La contamination des rongeurs se réalise par ingestion d'œufs nommés embryophores (stade libre) disséminés dans l'environnement par les hôtes définitifs lors de la défécation. D'autres espèces sont susceptibles d'héberger ce parasite au niveau du foie sans que leur rôle dans le cycle soit avéré, comme le ragondin (*Myocastor coypus*) (Worbes et al. 1989), le porc (Sakui et al. 1984), le sanglier (Boucher et al. 2005), le chien (Losson et Coignoul, 1997) et le singe (Rietsch et Kimming 1994). L'homme peut être contaminé par l'ingestion du stade œuf et développer le stade métacyste, cette maladie parasitaire se nomme Echinococcose alvéolaire (EA) humaine. L'homme constitue alors une impasse parasitaire. L'infection se réalise par ingestion de végétaux souillés ou par contact direct avec un animal porteur d'œufs (sur le pelage par exemple).

L'Echinococcose alvéolaire humaine se traduit principalement par une atteinte hépatique mais également par une prolifération pseudo-tumorale qui peut atteindre des organes adjacents ou se développer dans d'autres régions telles que les poumons, l'encéphale et le muscle cardiaque (Eckert et Deplazes 2004). Cette parasitose est rare (0,02 à 1,4 cas pour 100 000 habitants en Europe) mais d'évolution fatale en absence de diagnostic précoce. Les modalités de contamination restent peu connues. En effet la durée d'incubation dure de 5 à 15 ans (Ammann et Eckert 1995) et les signes cliniques (ictère, hépatomégalie, douleurs abdominales) n'apparaissent qu'après une atteinte importante du foie. Avec des signes aussi tardifs il reste donc difficile de déterminer l'origine de l'infection. Depuis 1982 la mise en place d'un réseau de surveillance européen (EurEchinoReg) a permis la création d'un registre des EA humaines. De 1982 à 2000, 559 cas ont été identifiés en Europe (Kern et al. 2003). Entre 1982 et 2005, 324 cas ont été recensés en France (Piarroux et al. 2006). Les études épidémiologiques montrent qu'une grande proportion des malades ont une activité professionnelle liée à l'agriculture, ont des chiens et ont eu un contact avec le renard roux (Kern et al. 2003). Des études au niveau régional ont montré une répartition agrégative des cas humains avec un lien entre la prévalence humaine par canton, la composition du paysage (proportion de prairies permanentes supérieure à 35%) (Giraudoux et al. 1996, Giraudoux et al. 2003b) et les fortes densités en *Arvicola terrestris* (Viel et al. 1999).

A.4. Répartition géographique continentale

Echinococcus multilocularis se distribue exclusivement dans l'hémisphère nord (Rausch 1995), plus particulièrement dans les zones climatiques continentales et montagnardes (Eckert et al. 2001c). Jusqu'aux années 1990, la distribution connue du parasite en Europe, établie à partir des cas humains et des prévalences vulpines, incluait l'Autriche, l'Est et le Centre de la France, la Suisse et le Sud de l'Allemagne (Eckert et al. 2000).

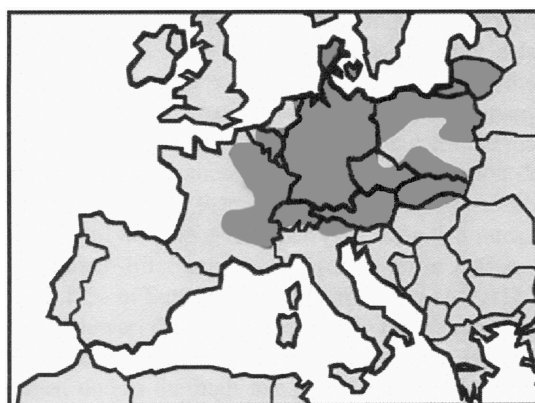


Figure 2: Distribution géographique d' *E. multilocularis* en Europe (d'après Romig et al. 2006).

Désormais, la présence du parasite est connue au Danemark, aux Pays-Bas, en Belgique, au Liechtenstein, au Luxembourg, en Lituanie, en Pologne, en Slovaquie, en République Tchèque, en Hongrie et jusqu'en Italie du Nord (Malczewski et al. 1995, Dubinsky et al. 1999, Van der Giessen et al. 1999, Kapel et Saeed 2000, Martinek et al. 2001a, Sreter et al. 2003, Vervaeke et al. 2003, Casulli et al. 2005, Marcinkute et al. 2005, Romig et al. 2006a) (Figure 2).

Les plus hauts niveaux endémiques sont atteints dans le nord des régions pré-alpines, dans les hauteurs des montagnes Tatra entre la Pologne et la Slovaquie, dans les montagnes jurassiennes françaises, suisses et allemandes et dans les aires montagneuses entre le sud de la Belgique et l'Allemagne centrale où les prévalences vulpines dépassent 50% et peuvent atteindre localement 100% (Dubinsky et al. 2001, Martinek et al. 2001b, Vervaeke et al. 2003, König et al. 2005). Il reste difficile d'imputer formellement cette évolution géographique à une réelle expansion du parasite. En effet, cette évolution est certainement influencée par une recherche accrue du parasite (Lucius et Bilger 1995, Eckert et al. 2000).

Cependant, dans certaines régions, un suivi à long terme a permis de mettre en évidence une présence accrue du parasite notamment en Allemagne, dans les hautes montagnes Tatra de Pologne et de Slovaquie et aux Pays-Bas (Malczewski et al. 2004, Miterpakova et al. 2004, König et al. 2005, Van der Giessen et al. 2005). Romig et al. (1999a) et König et al. (2005) ont montré des augmentations de prévalences vulpines parallèles à celle des populations de renards. Cependant, ces dernières ne sont pas toujours accompagnées d'une augmentation des prévalences (Romig 2002). L'observation simultanée d'une augmentation de la biomasse parasitaire dans certains secteurs et d'une récente colonisation des villes par le renard roux motive une nouvelle problématique épidémiologique qui aborde les milieux fortement anthropisés (Romig et al. 2006b).

A.5. Eco-épidémiologie du parasite en Europe

A.5.1. Le concept de filtre

Combes (2001) décrit le système parasite-hôte (SPH) selon un concept de filtres. Le parasitisme est ainsi conditionné par deux filtres successifs nécessairement ouverts : un filtre de rencontre et un filtre de compatibilité. Dans un premier temps, les espèces parasites doivent rencontrer les hôtes. Le filtre de rencontre s'ouvre donc par la cohabitation des parasites et des hôtes dans un même habitat mais également par un comportement de l'hôte conduisant à la rencontre du parasite. Une fois la rencontre parasite – hôte réalisée, la physiologie de l'un doit être adaptée à la physiologie de l'autre afin de permettre le développement parasitaire, ouvrant ainsi le filtre de compatibilité.

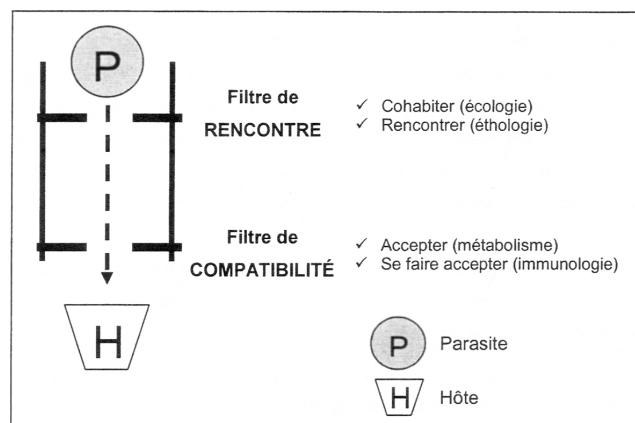


Figure 3: Le concept de filtres (d'après Combes 2001).

A.5.2. Problématique multifactorielle à différents niveaux de perception

A.5.2.1. Notion de niveau de perception

L'étude et la compréhension des zoonoses nécessitent une approche fonctionnelle et quantitative. En effet, l'élaboration d'une problématique d'ordre éco-épidémiologique ne peut être réalisée qu'à partir d'une vision synthétique des processus et interactions qui composent le fonctionnement de cette zoonose. L'impact des facteurs qui modulent ces interactions ne peut être abordé sans une définition préalable des échelles d'espace et de temps auxquelles on cherche à comprendre le phénomène. L'échelle est définie par trois aspects (Hobbs 2003) :

- l'étalement maximum de la mesure ou l'étendue;
- le grain, le pixel ou la résolution qui représente la plus petite unité qui peut être définie à l'intérieur de cette mesure;
- l'intervalle d'échantillonnage qui correspond à la distance entre les grains.

A titre d'exemple, une règle graduée a une étendue de 20 cm, chaque graduation correspond au grain et l'intervalle d'échantillonnage est représenté par les intervalles d'un mm entre les graduations. En biologie, l'étendue de l'échelle correspond à une fenêtre de perception. Pour un même phénomène et à chaque niveau de perception correspond donc son lot de facteurs explicatifs qu'ils soient biotiques ou abiotiques.

Les niveaux de perception s'échelonnent du niveau continental ($n \times 1000$ km) au niveau local ($n \times 0,01$ km) avec des intermédiaires régionaux ($n \times 100$ km), sectoriels ($n \times 10$ km) et du biotope ($n \times 1$ km).

Dans la problématique de transmission de l'échinococcose alvéolaire, les facteurs connus pour moduler le filtre de rencontre hôte-parasite à différents niveaux de perception ont été présentés par Giraudoux et al. (2003). Les chapitres suivants énoncent l'ensemble de ces facteurs en référence à la figure 4, proposée par l'auteur.

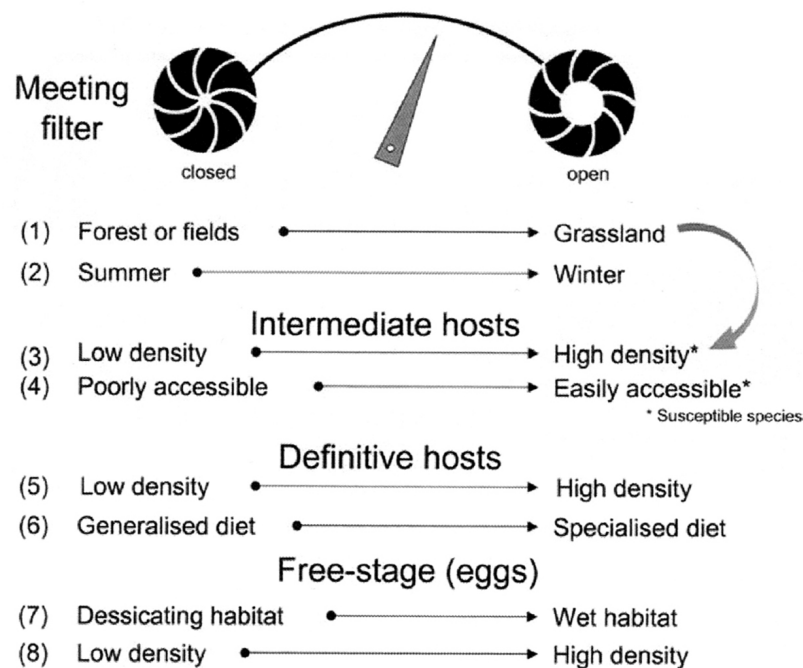


Figure 4: Facteurs influençant la transmission d'*Echinococcus multilocularis* (d'après Giraudoux et al. 2003).

A.5.2.2. Influence du climat

Figure 4 (7): Le stade libre du parasite est le stade le plus susceptible de subir les variations climatiques environnementales. Sous conditions expérimentales, les œufs du parasite ont montré une résistance parfaite aux températures négatives (8 mois à -18°C) (Veit et al. 1995). Seules les très fortes valeurs négatives permettent d'inactiver les œufs: 48 h à -83°C (Veit et al. 1995). Par contre, les embryophores sont très sensibles à la chaleur et à la dessiccation. En effet, ils ne sont plus infectants au bout de 4 h à 43°C en milieu liquide et au bout de 48 h à 25°C avec une humidité relative de 27% (Veit et al. 1995). En Europe et sous climat continental, il apparaît que les périodes hivernales, *a contrario* des températures estivales, sont favorables à la survie du stade libre du parasite. Des études récentes, réalisées à partir de données collectées sur le terrain, ont montré que les prévalences chez les renards roux étaient liées à la moyenne annuelle des précipitations (Miterpakova et al. 2006) et aux habitats à sols humides (Staubach et al. 2001). Cependant, cette susceptibilité du stade oeuf vis à vis des conditions climatiques

est commune à d'autres ténias et ne peut à elle seule expliquer la distribution d'*E. multilocularis* (Lucius et Bilger 1995).

A.5.2.3. Influence de la relation proie-prédateur

Figure 4 (6): Le succès de transmission du parasite implique que le stade larvaire affecte une espèce fréquemment consommée par l'hôte. Ainsi, pour *E. multilocularis*, comme pour tous les cestodes dixénes, les interactions proie-prédateur, sous influence de divers facteurs environnementaux, sont à l'origine de nombreuses variations qui peuvent modifier la dynamique de transmission du parasite (Mackiewicz 1988). Les modifications du régime alimentaire du renard roux apparaissent associées aux variations de densité des proies disponibles. Des études ont montré que les pullulations de rongeurs s'accompagnaient d'une augmentation de l'occurrence de ces espèces dans le régime alimentaire du renard roux (Artois et Stahl 1987, Artois 1989, Giraudoux 1991, Weber et Aubry 1993). En Suisse, *Arvicola terrestris*, selon la densité des populations, peut représenter de 22% à 88% des proies mammaliennes du renard roux (Weber et Aubry 1993). En Franche-Comté, lorsque *Microtus arvalis* est en phase de forte densité, cette proie présente alors une fréquence d'occurrence de 85% dans le régime. Lorsque l'espèce décline, le renard roux diversifie son régime alimentaire en y incorporant des espèces de milieux fermés telles que le campagnol roussâtre ou les mulots (Giraudoux 1991). Cependant, l'adaptation du régime alimentaire du renard roux aux densités de proies ne se caractérise pas toujours par une relation linéaire. En effet, dans certains cas il subsiste des préférences alimentaires, comme cela a été montré notamment en Lorraine et dans les Ardennes, où le renard roux consomme largement *Microtus sp.* même lorsqu'il est faiblement disponible sur le terrain (Artois et Stahl 1987, Poulle 1991, Guislain 2006).

A.5.2.4. Influence de la dynamique de populations des hôtes

Figure 4 (3), (4) et (5): Comme il a été énoncé précédemment, la relation proie-prédateur est en partie conditionnée par les densités de proies, hôtes intermédiaires, disponibles sur le terrain. Cependant, peu de travaux ont permis de relier les densités d'hôtes intermédiaires aux prévalences d'*E. multilocularis* chez le renard roux. Des études comparatives réalisées en Alaska, dans l'est de la France, en Chine et au Japon

ont montré que la dynamique de transmission du parasite, à niveau de perception régional, était plus active dans les secteurs où demeurent de fortes densités de micromammifères pendant quelques mois ou années. (Rausch et al. 1990a, Rausch et al. 1990b, Giraudoux et al. 1996, Saitoh et Takahashi 1998, Craig et al. 2000). Outre les densités sur le terrain, l'accessibilité de cette ressource est tout autant déterminante. Ainsi, l'épaisseur de neige paraît être un élément limitant la prédation sur les rongeurs. Au Japon, elle est à l'origine d'une forte réduction de transmission parasitaire en hiver à Abashiri (Saitoh et Takahashi 1998). A niveau de perception régional, les densités d'hôtes intermédiaires ainsi que les densités d'hôtes définitifs apparaissent également corrélées avec les prévalences vulpines (Raoul et al. 2003, Jenkins et al. 2005, Romig et al. 2006b).

A.5.2.5. Influence du paysage

Figure 4 (1): En Franche-Comté, dès les années 60, les agriculteurs des montagnes jurassiennes spécialisés dans la production laitière ont favorisé un paysage constitué de prairies permanentes en abandonnant la culture (Giraudoux et al. 1997). Les études écologiques et épidémiologiques conduites dans cette région ont montré que ces modifications paysagères pouvaient affecter la distribution des EA humaines (Giraudoux et al. 2003). En effet, la composition et la structure du paysage influencent la mise en place et la diffusion des pullulations de campagnols prairiaux, hôtes intermédiaires du parasite (Delattre et al. 1992, Delattre et al. 1996, Giraudoux et al. 1997, Giraudoux et al. 2003). Ces phases de fortes densités peuvent donc faciliter la transmission en augmentant la probabilité pour un renard roux de consommer un rongeur infesté. Une situation comparable a été révélée en Chine, dans le sud du Gansu, où la déforestation au profit d'habitats favorables à *Microtus limnophilus* et *Cricetulus longicaudatus* s'est accompagnée de forts taux de contamination humaine (Giraudoux et al. 1996, Craig et al. 2000).

L'impact de l'habitat sur la dynamique de transmission du parasite paraît plus mesurable à niveau de perception régional. En France et à niveau de perception régional, la proportion de prairies permanentes a ainsi été reliée à la distribution du parasite dans les populations de renards roux (Gilot et al. 1988, Pesson et Carbiener 1989, Giraudoux 1991, Raoul et al. 1999) et dans ses fèces (Raoul et al. 2001, Pleydell

et al. 2004). C'est donc un des facteurs liés à l'augmentation de la circulation du parasite.

A.5.2.6. Influence du comportement des hôtes

Figure 4 (8) : Le rongeur ne peut s'infecter que si l'espace dans lequel il évolue est contaminé par des œufs infestants. Le lieu et la fréquence de dépôt des fèces par le renard roux sont donc des caractères déterminant la probabilité de rencontre entre le rongeur et le parasite. Peu d'études abordent la problématique de la transmission locale du parasite. Outre la densité de renards présents sur le terrain, la densité de fèces est également influencée par le comportement de défécation du renard roux. Dans l'est de la France, il a été montré que les bordures de pâtures et chemins étaient plus propices aux fortes densités de fèces que les autres habitats, principalement les prairies (Giraudoux et al. 2002). Cependant, les densités de fèces seules ne suffisent pas à expliquer la dynamique de transmission locale du parasite puisque cette étude a aussi montré que les prévalences chez les rongeurs présentaient des inégalités entre les milieux à forte densité de fèces. La proportion de rongeurs parasités étant plus importante dans les bordures des cultures, ceci sous entendait des conditions microclimatiques locales plus favorables à la survie du parasite. Dans le département des Ardennes, les densités de fèces sont apparues liées au type de milieu, avec des densités de fèces plus importantes dans les prairies, les bordures herbeuses et sur les berges que dans les pâtures et cultures (Guislain 2006). La distribution des fèces ne paraît donc pas aléatoire et semble être un thème d'étude clef dans la compréhension de la dynamique de transmission du parasite à échelle locale.

A.5.3. Variabilité spatiale et temporelle de l'infection

De l'action conjuguée des facteurs précédemment cités résulte une variabilité spatio-temporelle de l'infection.

A.5.3.1. Variabilité spatiale de l'infection

La sensibilité des œufs aux conditions climatiques semble influencer la répartition géographique continentale du parasite, inféodé à l'hémisphère nord (Rausch 1995). Régionalement, de nombreuses études mettent en évidence des variations spatiales de

l'infection du renard roux sans que l'origine de ce phénomène n'ait pu réellement être expliquée. Dans le département du Cantal, le parasitisme semble plus important dans le nord du département (Pétavy et Deblock 1983, Deblock et al. 1988). Des foyers ont été identifiés en Haute-Savoie (Contat 1984). En Franche-Comté et en Alsace les prévalences vulpines, associées au paysage, sont les plus élevées dans les zones herbagères d'altitude (Pesson et Carbiener 1989, Raoul et al. 1999).

Localement, la distribution spatiale des rongeurs parasités présente de fortes variabilités avec des prévalences pouvant atteindre 39% pour les Arvicolidae (Hofer et al. 2000). L'origine de cette disparité semble expliquée par des conditions locales telles que les densités de fèces des hôtes définitifs et la survie du stade libre du parasite (Giraudoux et al. 2002, Guislain 2006).

A.5.3.2. Variabilité temporelle de l'infection

Localement, les conditions particulières de survie des oeufs semblent induire une saisonnalité dans la prévalence chez les hôtes intermédiaires. Delattre et al. (1988), en Franche-Comté, ont observé un parasitisme presque uniquement chez les rongeurs ayant survécu à l'hiver. Chez l'hôte définitif, les suivis saisonniers en zone de haute endémie présentent des prévalences plus importantes en hiver (Coudert et al. 1970, Contat 1984, Grisot 1990). L'origine de cette saisonnalité n'a pu être clairement déterminée. Certains auteurs invoquent une structure de population favorisant la proportion d'adultes présentés comme plus favorables au parasitisme (Grisot 1990). Cependant, l'influence de l'âge sur le parasitisme reste très controversée. Alors que certaines études n'indiquent pas de relation entre l'âge et le parasitisme (Yimam et al. 2002, Fischer et al. 2005), d'autres mettent en évidence des populations juvéniles plus fortement infectées tant en fréquence (Tackmann et al. 1998, Hofer et al. 2000) qu'en intensité (Fischer et al. 2005). Tackmann et al. (1998) supposent que l'acquisition d'une immunité de protection par les adultes est favorisée en zone de haute endémie par les ingestions successives de rongeurs parasités.

A.6. Etat des connaissances sur l'épidémiologie du parasite en zone urbanisée

A.6.1. Gradient d'infection

Des études récentes ont mis en évidence la présence d'*E. multilocularis* chez le renard roux dans différentes villes: Copenhague (Kapel et Saeed 2000), Genève (Fischer et al. 2005), Stuttgart (Romig et al. 1999a), Zürich (Hofer et al. 2000), Prague (Martinek et Cervený 2002), Vienne (Duscher et al. 2005), mais aussi Sapporo (Tsukada et al. 2000) et Otaru (Yimam et al. 2002) au Japon. Dans l'étude nipponne conduite à Sapporo et basée sur le prélèvement de fèces aux abords de terriers, 21% des prélèvements se sont révélés être positifs. Dans la ville d'Otaru, la présence d'*E. multilocularis* a été démontrée dans 56,6% des renards autopsiés. Les études qui portent sur le parasitisme du renard roux selon différents niveaux d'urbanisation montrent un gradient d'infection décroissant du milieu rural au milieu urbain. A Zürich, pendant la période hivernale, des autopsies de renards ont montré une prévalence de 47% dans la ville et de 67% à sa périphérie (Hofer et al. 2000). A Genève, les prévalences vulpines décroissent de 52% en milieu rural à 49% en milieu résidentiel et à 31% en milieu urbain (Fischer et al. 2005).

Une hypothèse sur l'origine de ce gradient d'infection a été proposée par Deplazes et al. (Deplazes et al. 2004) (Figure 5):

- a) L'augmentation de la nourriture anthropogène disponible pour le renard roux est liée à l'augmentation des densités de population humaine (Contesse et al. 2004).
- b) Ce surplus de nourriture conduit à de fortes densités vulpines en milieu urbain (Saunders et al. 1993).
- c) Les fortes densités de renards roux impliquent des domaines vitaux de petite taille et de faibles distances de dispersion. L'évolution des renards urbains sur de petits espaces devrait donc limiter la dynamique spatiale d'*E. multilocularis*.
- d) Le long de la périphérie urbaine, les prairies à usage agricole ou récréationnel apportent des habitats favorables au développement d'*A. terrestris* et de *Microtus arvalis*, deux hôtes intermédiaires d'importance majeure dans le cycle d'*E. multilocularis* (Giraudoux et al. 2002).

- e) Les rongeurs sont moins accessibles en forêt que dans les paysages ouverts. Comme la disponibilité en rongeurs devrait décroître jusqu'au centre urbain, la prédation du renard roux sur les rongeurs devrait aussi être moins fréquente. En effet, la proportion en rongeurs consommés est plus faible en milieu urbain qu'en milieu rural (Contesse et al. 2004).
- f) Sur la périphérie urbaine, entre le milieu rural et le milieu urbain, les fortes densités de renards roux coexistent avec des habitats favorables aux campagnols. Une plus forte contamination environnementale par les œufs d'*E. multilocularis* a été mise en évidence à Zürich sur ce secteur (Stieger et al. 2002).
- g) En parallèle, cet espace fortement contaminé est intensivement utilisé par les habitants pour les activités récréationnelles et de jardinage.
- h) De plus, les densités de chats et de chiens, hôtes définitifs possibles, sont également importantes sur ce secteur. Le risque de contamination humaine apparaît donc surtout important en zone à vocation agricole et récréationnelle et en périphérie urbaine.

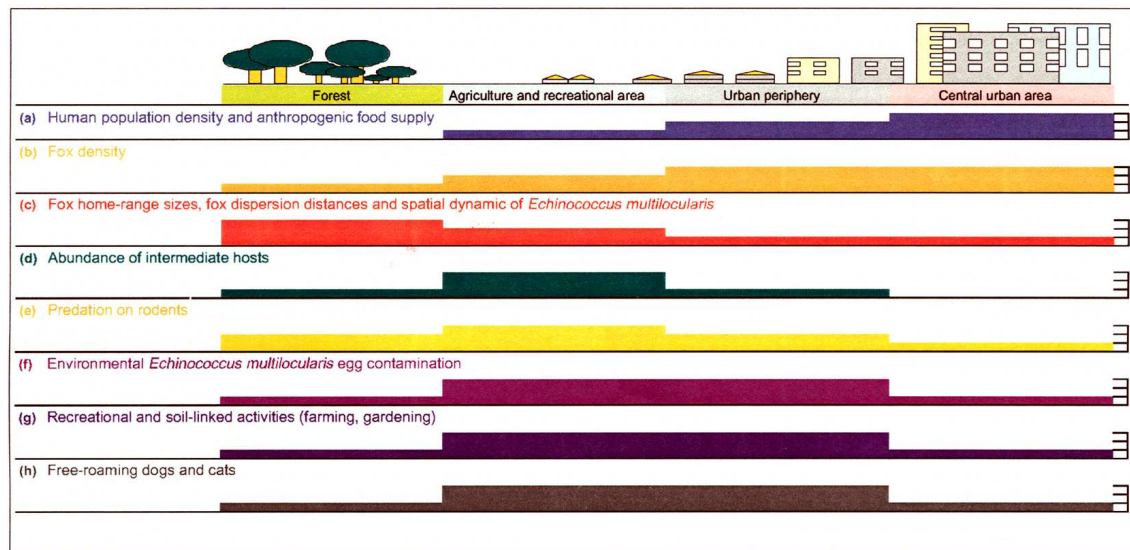


Figure 5: Facteurs affectant le cycle urbain d'*E. multilocularis* d'après Deplazes et al. (2004). L'importance relative du facteur, selon le niveau d'urbanisation, est indiquée par la hauteur des barres.

A.6.2. Disponibilité en hôtes intermédiaires et relations proie-prédateur

Jusque très récemment, l'étude de la disponibilité en hôtes intermédiaires et de leur consommation par le renard roux le long du gradient d'urbanisation, dans le cadre de la dynamique de transmission d'*E. multilocularis*, n'était pas documentée.

En milieu urbain, la fragmentation des paysages aboutit à une diminution de la biodiversité (Shochat et al. 2006). Néanmoins, il a été montré que, à niveau de perception locale, certains habitats urbains pouvaient être à l'origine d'une importante biodiversité de micromammifères (Angold et al. 2006). Une étude réalisée en zones sub-urbaine et péri-urbaine a montré des conditions favorables à l'installation de *Microtus arvalis* et d'*Arvicola terrestris* dans de tels secteurs (Laforge et al. 1992). Les auteurs ont suggéré que l'installation de *Microtus sp.* est influencée par la diminution du pâturage dans les prairies péri-urbaines et que celle d'*Arvicola terrestris* l'est par sa tolérance aux milieux anthropisés.

Une étude très récente réalisée à Zürich a mis en évidence que la disponibilité en *A. terrestris* pour le renard roux était plus faible dans les prairies et pâtures en zone urbaine qu'en périphérie de la ville (Hegglin et al. 2007). Ces variations de densité sont liées à une diminution de la consommation de cette espèce par le renard roux et à une diminution de la prévalence de la parasitose chez le renard. Cependant, sur cette même zone d'étude, la présence de *Microtus sp.* n'a été que rarement observée alors qu'il était présent dans le régime alimentaire du renard.

A.7. Zone d'étude et définition des termes urbain, peri-urbain et rural

Cette étude a été réalisée en Meurthe et Moselle (54) en zone d'endémie.

La Lorraine est la deuxième région française atteinte par l'échinococcose alvéolaire humaine. Un réseau européen EurEchinoReg a permis de répertorier 559 cas d'EA diagnostiqué entre 1982 et 2000 dont 235 cas français (Kern et al. 2003). Actuellement, ces effectifs s'élèvent à 324 cas français en 2005 (Piarroux et al. 2006) et 78 cas sont connus en Lorraine en 2007 (Knapp, com. pers.). Le parasitisme du renard roux par *E. multilocularis* dans l'Est de la France a été découvert par Coudert et al. en 1970. Aubert

et al. (1987), évoquent des prévalences de 25% chez le renard et remarquent la présence de renards infestés à proximité d'importantes agglomérations notamment au Sud de Nancy où ils suspectent la présence d'un foyer. La présence du parasite à Nancy, en milieu urbain, a été confirmée lors d'une étude préliminaire (Robardet 2004). L'arrondissement de Nancy, qui compte 188 communes présente sept cas humains recensés dont deux personnes résidants à Nancy. Cependant, l'origine de l'infection reste difficile à identifier au vu de la longue période d'incubation et de la grande mobilité des populations humaines.

La zone d'étude est représentée par l'agglomération nancéienne (ou Communauté Urbaine du Grand Nancy selon sa dénomination administrative et politique) associée à 11 communes rurales agricoles avoisinantes. L'agglomération nancéienne compte 20 communes représentant une population de 258 414 habitants (INSEE 2000), pour une superficie de 14 230 hectares représentant donc une densité moyenne de 1816 habitants/km². L'altitude y varie de 187 à 420 m (données IGN). Le paysage de l'agglomération est constitué d'un quart de forêt (3 540 ha). A l'ouest de la zone s'étend un vaste plateau calcaire qui constitue l'un des plus grands sites boisés périurbains (forêt de Haye, composée principalement de hêtres). Au Nord-Est, un autre plateau calcaire (plateau de Malzéville) couvre 500 hectares. Les coteaux arboricoles (vergers et jardins familiaux) ceinturent l'agglomération sur 1 000 hectares et se répartissent sur 15 communes. Les berges de la Meurthe et les abords du canal de l'Est constituent des zones humides qui, du Nord au Sud, drainent le territoire de l'agglomération sur 18 km. L'Est de l'agglomération est plus ouvert, moins vallonné. C'est une mosaïque de champs et de prés qui composent un quart du territoire.

La zone d'étude de 230 km² a été divisée en zones urbaine, péri-urbaine et rurale respectivement de 62, 75 et 93 km².

Par définition, **une unité urbaine** est constituée par un pôle urbain (où l'espace entre les habitations est inférieur à 200 m selon l'IGN) et sa banlieue, ou par une commune isolée de plus de 2000 habitants. Le pôle urbain est donc principalement constitué d'habitations et de quelques espaces verts. La banlieue possède généralement une densité de bâti moindre favorisant l'installation d'espaces verts et récréationnels. **Une zone péri-urbaine** ne possède pas de caractères déterminés. Comme son nom l'indique, elle définit simplement, une zone « autour de l'urbain ». A cause de sa proximité de

l'urbain, elle est donc principalement composée d'aires récréationnelles (jardins, parcs, équipements sportifs), mais elle comprend aussi des aires à vocation agricole (cultures, prairies, pâtures).

Dans cette étude (Figure 6), la zone urbaine est donc définie par le bâti du pôle urbain et de sa banlieue et la zone péri-urbaine a été définie comme une bande de 1 km de large encerclant la zone urbaine. Par rapport à la zone rurale, la zone péri-urbaine est constituée de nombreux espaces à vocation récréationnelle (jardins, espaces de pique-nique, etc.). Cette distinction urbain/péri-urbain pourrait donc permettre d'identifier différents niveaux de risque de contamination humaine, au vu des activités qui y sont pratiquées.

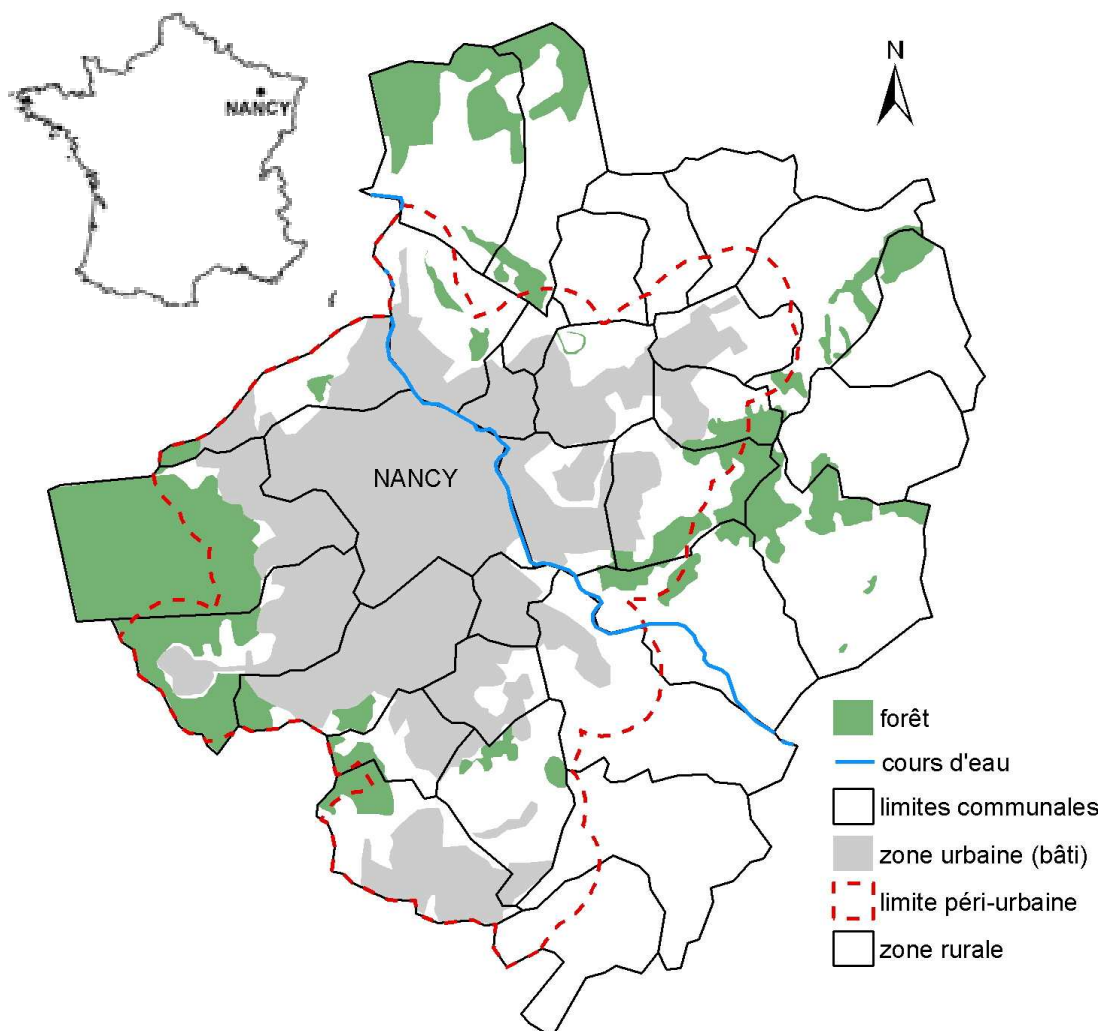


Figure 6: Présentation de la zone d'étude avec les zones urbaine, péri-urbaine et rurale.

A.8. Problématique et objectifs

La dynamique de transmission du parasite *E. multilocularis* est un phénomène complexe mettant en jeu un nombre important de facteurs. Même si le parasite a été identifié dans plusieurs villes européennes, très peu d'études portent sur la problématique des modalités de transmission de ce parasite dans un environnement urbanisé. Une meilleure compréhension du fonctionnement du cycle en milieu urbain est indispensable à la mise en place de mesures de prévention adaptées à des environnements particuliers tels que les milieux fortement anthropisés.

Ce mémoire aborde la transmission du parasite par l'étude des modifications du système proie-prédateur et l'étude des modifications de l'utilisation de l'espace par l'hôte définitif que peut engendrer l'urbanisation. L'impact de l'urbanisation sur la transmission du parasite sera étudié en considérant toutefois l'influence de facteurs connus pour moduler l'aspect spatio-temporel de la transmission (paysage, saison, etc..).

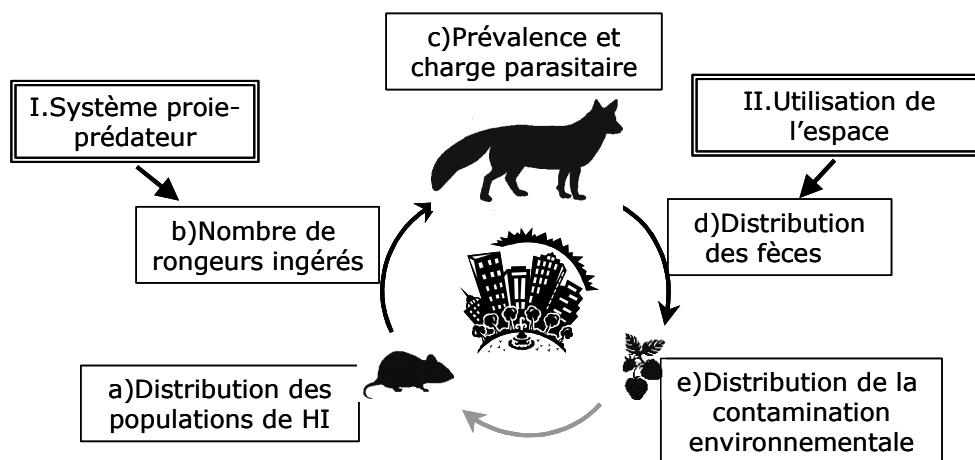


Figure 7: Thématiques d'études abordées dans ce mémoire.

✂ La première étape du mémoire (Figure 7 c) consistera à établir le statut parasitaire de la population vulpine étudiée en déterminant les **prévalences et charges parasitaires**.

✂ **Le système proie-prédateur** (Figure 7 I), premier thème clef de l'étude, sera analysé à travers les divers niveaux d'urbanisation. Cette étape nécessite donc une

estimation de la ressource disponible (Figure 7 a) (ici en hôtes intermédiaires possibles) qui sera évaluée en fonction de divers milieux et niveaux d'urbanisation.

⌘ La réponse alimentaire du renard roux aux variations de densité des proies détermine la **composition du régime alimentaire** (Figure 7 b). Nous chercherons à mettre en évidence en quoi la composition du régime alimentaire influence le parasitisme de la population vulpine par *E. multilocularis*.

L'utilisation de l'espace urbain (Figure 7 II) par le renard roux, deuxième thème clef de cette étude, sera exploré de deux manières différentes :

⌘ Par analyse de la **distribution des fèces** (d) en fonction de quelques variables environnementales (dont le niveau d'urbanisation). Cette étape envisagera également de caractériser la **contamination de l'environnement** (Figure 7 I).

⌘ Par analyse de l'utilisation de l'habitat à partir de données télémétriques (Figure 7 II). Cette partie devrait permettre de déterminer s'il existe des habitats utilisés de façon préférentielle par le renard roux et donc potentiellement à risque pour ce qui est de la présence de leurs fèces. Le type de ressource qui caractérise les sites attractifs pour le renard roux sera également exploré à l'échelle d'une nuit. Cette partie réunit à la fois l'aspect **utilisation de l'espace** (Figure 7 II), dans le cadre de la contamination de l'environnement, et l'aspect **disponibilité en hôtes intermédiaires** au cours d'un parcours nocturne (Figure 7 a).

A.9. Organisation du mémoire

Les résultats des travaux seront présentés en 5 parties, dans l'ordre suivant :

- I. Suivi de l'infection vulpine par *Echinococcus multilocularis* en zones urbaine, péri-urbaine et rurale.
- II. Disponibilité en *Arvicola terrestris* et *Microtus sp.* le long du gradient d'urbanisation et utilisation de la ressource disponible par le renard roux.
- III. Influence des variations de régime alimentaire du renard roux sur l'infection par *E. multilocularis*.
- IV. Distribution des fèces le long du gradient d'urbanisation et influence de quelques variables environnementales sur le statut infectieux des fèces.
- V. Utilisation de l'espace urbain par le renard roux.

B. PARTIE I : SUIVI DE L'INFECTION VULPINE PAR *ECHINOCOCCUS MULTILOCULARIS* EN ZONES URBAINE, PERI-URBAINE ET RURALE

L'infection du renard urbain par *Echinococcus multilocularis* a été mise en évidence dans les années 2000. Ce phénomène récent est principalement illustré par des études suisses où apparaît un gradient d'infection du renard roux selon le niveau d'urbanisation (Hofer et al. 2000, Fischer et al. 2005, Hegglin et al. 2007). L'unique indication concernant l'influence de l'âge, du sexe et de la saison sur la prévalence de l'infection chez le renard et sur la distribution des charges parasitaires en milieu urbain montre une tendance au parasitisme hivernal plus fréquent chez les jeunes mâles (Hofer et al. 2000) et plus important chez les juvéniles (Hofer et al. 2000, Fischer et al. 2005). Cependant, il était nécessaire de compléter ces informations afin de connaître les caractéristiques de l'infection vulpine en milieu urbain. De plus, l'amplitude de l'infection vulpine par *E. multilocularis* au niveau d'une grande ville française n'a pas encore été documentée.

Ce chapitre a donc pour objectifs de rapporter les prévalences et biomasses parasitaires dans les populations de renards roux prélevés dans des milieux de niveaux d'urbanisation variés (urbain, péri-urbain et rural) et d'établir l'influence de variables environnementales sur le parasitisme :

Les prévalences d' *E. multilocularis* sont-elles fonction du niveau d'urbanisation ?

Indépendamment du niveau d'urbanisation, existe-t-il une influence de l'âge, du sexe, de l'année et de la saison sur les prévalences d'*E. multilocularis* chez le renard roux ?

La distribution spatiale de l'infection est-elle davantage expliquée par le lieu de collecte de l'animal ou par la distribution par zone urbaine, péri-urbaine et rurale ?

Existe-t-il une différence de distribution des charges parasitaires selon le niveau d'urbanisation et l'âge des renards roux?

B.1. Matériel et Méthodes

B.1.1. Echantillonnage des renards roux

En France, la réglementation nationale relative à la protection de la nature fixe les principes d'une politique de gestion de la faune sauvage. Des arrêtés de portée nationale ou départementale permettent de classer les espèces sauvages en espèces chassables, protégées ou nuisibles. Ainsi, en Meurthe et Moselle, le renard roux est classé comme espèce nuisible, il peut donc être chassé pendant les périodes autorisées et piégé toute l'année. Le piégeage est soumis à une importante réglementation et ne peut être réalisé que par des piégeurs possédant un agrément personnel. Ce mode de prélèvement est réalisé le plus souvent à la demande de particuliers, en conséquence, c'est la sollicitation des habitants qui conditionne l'échantillonnage des animaux piégés.

De janvier 2004 à décembre 2006, l'ensemble des renards trouvés morts et en bon état de conservation ou piégés sur l'ensemble de la zone d'étude, ainsi que les renards chassés en zone rurale (la chasse n'est pas autorisée en agglomération) ont été collectés grâce à la mise en place d'un réseau constitué principalement de piégeurs et des services techniques communaux. Ce réseau a permis la collecte de 164 individus.

Des modifications du comportement des hôtes définitifs dues à l'infection par *E. multilocularis* n'ayant jamais été démontrées, il est admis dans la suite de l'étude que l'infection n'interfère pas sur les probabilités de capture ou de mort de l'animal hôte définitif.

B.1.2. Autopsie et prélèvements

Chaque animal acheminé au laboratoire a été identifié par le lieu précis de prélèvement (localisation sur une carte ou adresse complète en milieu urbain) ainsi que par la date de la mort.

Les autopsies ont été réalisées de manière sécurisée, dans une salle réservée à cet effet (Eckert et al. 2001b). Chaque individu a été sexé, l'extrémité de la mâchoire inférieure

portant les canines a été retirée pour déterminer l'âge, enfin l'intestin complet a été prélevé pour analyse parasitaire. Après géoréférencement de l'animal, le niveau d'urbanisation a été attribué grâce à un système d'information géographique construit à partir de la carte IGN au 1/100000. Cette carte comporte les limites de la zone urbaine comme définit par l'IGN (moins de 200m entre les bâtiments) et a été initialement saisie sur fonds d'images du satellite SPOT, prises entre les années 1999 et 2001.

Les prélèvements ont été décontaminés à -80°C pendant une semaine avant analyse afin d'inactiver les œufs du parasite qui pouvaient être présents (Veit et al. 1995). Une fois décontaminés, ils ont été stockés à -30°C .

B.1.3. Détermination de l'âge

La méthode de référence pour la détermination de l'âge des renards est le comptage des lignes d'accroissement du cément sur coupes de dents (Artois et Salmon 1981). Les racines des canines inférieures sont coupées transversalement avec une scie diamantée et examinées en lumière polarisée avec contraste de phase. L'observation de la largeur de la cavité pulpaire (chez les 0-1 an) et le comptage des stries annuelles d'accroissement chez le individus de plus d'un an a permis d'attribuer à chaque individu, une des quatre classes d'âge: 0-1 an ; 1-2 ans; 2-3 ans et >3 ans.

B.1.4. Diagnostic de l'échinococcose

L'analyse parasitaire a été réalisée par la technique de sédimentation et comptage du contenu intestinal (SCT) (Eckert et al. 2001a). Considérée comme la méthode de référence par la WHO et l'OIE, sa sensibilité et sa spécificité sont proches de 100%. Elle permet un diagnostic quantitatif précis par comptage des parasites et donne donc une information sur la charge parasitaire. Le protocole utilisé est une variante de la méthode de référence. L'intestin une fois décongelé a été disposé en zigzag sur un morceau de papier Kraft dans un plateau métallique de façon à former quatre segments de même longueur. Les segments ont ensuite été isolés, ouverts de tout leur long, débarrassés de leur contenu grossier (fèces et restes alimentaires) et placés dans un flacon plastique de 1 litre à demi rempli d'eau distillée. Après avoir agité le flacon vigoureusement, chaque fragment d'intestin a été raclé deux fois entre deux doigts afin de bien décrocher l'ensemble des parasites fixés. Après 30 minutes de sédimentation, le

surnageant est éliminé et le matériel intestinal est tamisé (maille de 0,5 à 1 mm). Le filtrat ainsi récupéré est ensuite transvasé dans une éprouvette graduée. Au bout d'une heure de sédimentation, le surnageant était éliminé et le culot distribué dans des récipients rectangulaires en plastique comportant une grille de comptage.

La recherche d'*E. multilocularis* a été réalisée sous une loupe binoculaire (grossissement final x65 à x120). Pour les intestins positifs, 20% du volume total du culot ont été lus. La charge parasitaire totale « N » a donc été estimée par rapport à la quantité « n » lue dans les 20% du culot ($N=5n$). Par contre, si aucun spécimen n'est observé, la totalité du culot a été examinée de manière à confirmer l'absence du parasite.

B.1.5. Analyses statistiques

L'influence du niveau d'urbanisation, de l'année, de la saison, de l'âge et du sexe de l'animal sur la probabilité d'infection par *E. multilocularis* a été analysée en utilisant un modèle linéaire généralisé. La variable expliquée étant la présence ou l'absence du parasite, le lien utilisé est un lien binomial à fonction logit. Compte tenu de l'influence de la zone, de l'âge et de la saison déjà observée dans d'autres études, les modèles ont été ajustés en utilisant toutes les combinaisons possibles entre ces variables. Dans la ville de Zürich, il a été démontré que la saisonnalité de l'infection vulpine était plus prononcée chez les juvéniles et que le gradient d'infection rural/urbain était moins prononcé chez les juvéniles que chez les adultes. Les interactions saison*âge et zone*âge ont donc été incluses dans le processus de sélection des modèles des données de Nancy. La sélection des modèles a été réalisée selon l'approche d'information théorique indiquée par Burnham et Anderson (2002). La comparaison des modèles a été réalisée à partir des critères d'Akaike corrigés (AICc) utilisés lorsque le nombre d'observations est inférieur à 40 fois le nombre de variables explicatives et a été présentée selon Anderson et al. (2001). Le modèle sélectionné est celui possédant l'AICc le plus faible. Lorsque les différences d'AICc sont faibles (<2), le modèle le plus parcimonieux (utilisant le moins de paramètres) a été retenu. Les Odds-ratios (OR) ainsi que leurs intervalles de confiance à 95% ont été calculés à partir des paramètres du modèle. Ainsi, comme l'indique Anderson et al. (2001), les intervalles de confiance des paramètres du modèle sont une bonne estimation de leur précision, plus adaptée et moins restrictive que l'attribution d'une significativité. Les prévalences prédites ont été

calculées à partir du modèle sélectionné et leurs intervalles de confiance déterminés par méthode de permutations (1000 répliqués). La normalité et l'homogénéité des résidus du modèle sélectionné ont été examinées graphiquement et la qualité d'ajustement du modèle sélectionné a été analysée par le test de Pearson.

L'analyse de la distribution spatiale de l'infection a ensuite été réalisée. La variable expliquée reste la présence/absence du parasite, le type de modèle linéaire généralisé utilisé est donc identique au précédent. Les variables explicatives du modèle sont les coordonnées x et y ainsi que leurs interactions possibles. Les courbes de tendance, représentant les prévalences prédites, sont issues du modèle sélectionné selon les critères d'Akaike corrigés. L'absence d'autocorrection spatiale a été examinée sur la base de variogrammes.

La distribution des charges parasitaires étant non normale avec quelques valeurs extrêmement hautes, leurs comparaisons par zone ou âge, ont été réalisées par procédé monovarié à l'aide du test de Krukall-Wallis suivi d'un test de comparaisons multiples si nécessaire.

Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R 2.4.1 (R Development Core Team, 2006) et des packages pgirmess 1.3.1, boot 1.2.27, geoR 1.6.11 et gstat 0.9.35.

B.2. Résultats

B.2.1. Influence du niveau d'urbanisation, de l'âge, du sexe, de la saison et de l'année sur la présence du parasite

Le tableau 1 présente les prévalences observées chez le renard en fonction des différentes variables considérées pour l'étude. Sur un total de 164 renards analysés, 45 étaient porteurs du parasite soit une prévalence globale de 27,04%. La prévalence maximum est observée chez les individus de la zone rurale (44,4%) alors que la prévalence minimum est observée chez les individus de la zone urbaine (4,9%).

Des modèles linéaires généralisés intégrant les variables zone, âge, sexe, saison et année ont été ajustés. La comparaison des AICc des modèles indique que la zone est la seule variable expliquant la présence ou l'absence du parasite (Tableau 2). Ainsi aucun effet de l'âge, du sexe, de la saison et de l'année de collecte sur l'infection par *E.*

multilocularis n'a pu être mis en évidence. Toutefois, les 3 renards urbains trouvés infectés par le parasite étaient tous des mâles de moins d'un an.

Les Odds Ratio du modèle indiquent que les prévalences sont diminuées en zone urbaine par rapport à la zone rurale (OR= 0,064 ; IC= 0,01-0,19) alors que les prévalences péri-urbaines et rurales, compte tenu de l'intervalle de confiance, sont peu différentes (OR= 0,59 ; IC= 0,24-1,42). Le test de Pearson montre une bonne qualité d'ajustement du modèle « zone » ($p= 0,42$). Les prévalences prédites à partir du modèle montrent donc un gradient décroissant de l'infection du milieu rural vers le milieu urbain (Figure 8).

Tableau 1: Prévalence d'*E. multilocularis* observée chez le renard roux en fonction du niveau d'urbanisation, de la saison, de l'année, de la classe d'âge et du sexe.

		Nombre de renards analysés	Nombre de renards infectés	Prévalence (%)	IC(95%)
Niveau d'urbanisation	Péri-urbain	31	10	32,3	17,33 - 51,46
	Rural	72	32	44,4	35,90 - 56,59
	urbain	61	3	4,9	1,28 - 14,60
Saison	Printemps	46	15	32,6	19,97 - 48,14
	Été	39	4	10,3	3,34 - 25,17
	Automne	21	5	23,8	9,12 - 47,55
	Hiver	58	21	36,2	24,31 - 49,94
Année	2004	33	8	24,2	11,74 - 42,63
	2005	50	10	20,0	10,50 - 34,14
	2006	81	27	33,3	23,49 - 44,78
Classe d'âge	[0-1[68	15	22,1	13,26 - 34,06
	[1-2[26	9	34,6	17,94 - 55,63
	[2-3[29	7	24,1	11,02 - 43,93
	≥ 3	29	11	37,9	21,30 - 57,16
	Indéterminé	12	3	25,0	6,69 - 57,16
Sexe	Femelle	72	15	20,8	12,50 - 32,33
	Mâle	87	29	33,3	23,81 - 44,35
	Indéterminé	5	1	20,0	1,05 - 70,12
Total		164	45	27,4	20,91 - 35,05

Tableau 2: Comparaison des modèles testés pour mesurer l'influence de variables environnementales sur l'infection par *E. multilocularis*. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike. En gras : modèle sélectionné.

modèles	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
zone	-80,92	3	54,67	167,98	0,0	0,31
zone + saison	-78,11	6	27,33	168,75	0,8	0,21
zone + sexe	-79,21	5	32,80	168,81	0,8	0,20
zone + saison + sexe	-76,14	8	20,50	169,20	1,2	0,17
zone + annee	-80,89	5	32,80	172,17	4,2	0,04
zone + saison + annee	-77,88	8	20,50	172,69	4,7	0,03
zone + sexe + annee	-79,09	7	23,43	172,90	4,9	0,03
zone + age	-80,64	7	23,43	175,99	8,0	0,01
zone + age + sexe	-78,41	9	18,22	176,00	8,0	0,01
zone + saison + age	-77,81	10	16,40	177,07	9,1	0,00
zone + age + sexe + saison	-75,73	12	13,67	177,53	9,6	0,00
zone + age + annee	-80,63	9	18,22	180,43	12,5	0,00
zone + age + saison + annee	-77,61	12	13,67	181,28	13,3	0,00
zone + age + sexe + saison + annee	-75,48	14	11,71	181,78	13,8	0,00
zone + age + sexe + saison + zone*age	-68,32	20	8,20	182,51	14,5	0,00
zone + age + zone*age	-75,08	15	10,93	183,39	15,4	0,00
zone + age + sexe + saison + annee + zone*age	-68,00	22	7,45	187,18	19,2	0,00
zone + saison + age + saison*age	-70,44	21	7,81	189,39	21,4	0,00
saison	-91,43	4	41,00	191,12	23,1	0,00
saison + sexe	-89,73	6	27,33	191,99	24,0	0,00
annee + saison	-89,92	6	27,33	192,37	24,4	0,00
zone + age + sexe + saison + saison*age	-69,48	23	7,13	192,84	24,9	0,00
1	-96,36	1	164,00	194,75	26,8	0,00
sexe	-94,72	3	54,67	195,60	27,6	0,00
annee	-94,86	3	54,67	195,86	27,9	0,00
age + saison	-89,91	8	20,50	196,75	28,8	0,00
sexe + annee	-93,35	5	32,80	197,08	29,1	0,00
zone + age + sexe + saison + annee + saison*age	-69,06	25	6,56	197,53	29,6	0,00
zone + sexe + saison + annee + saison*age	-69,06	25	6,56	197,53	29,6	0,00
zone + age + saison + annee + zone*age + saison*age	-60,52	31	5,29	198,07	30,1	0,00
age + saison + annee	-88,64	10	16,40	198,71	30,7	0,00
age + saison + sexe	-88,65	10	16,40	198,74	30,8	0,00
age	-94,84	5	32,80	200,06	32,1	0,00
age + sexe + saison + annee	-87,37	12	13,67	200,80	32,8	0,00
age + sexe	-93,20	7	23,43	201,11	33,1	0,00
age + annee	-93,56	7	23,43	201,84	33,9	0,00
annee + age	-93,56	7	23,43	201,84	33,9	0,00
zone + age + sexe + saison + annee + zone*age + saison*age	-59,30	33	4,97	201,86	33,9	0,00
zone + age + sexe + annee + zone*age + saison*age	-59,30	33	4,97	201,86	33,9	0,00
age + sexe + saison + annee + zone*age + saison*age	-59,30	33	4,97	201,86	33,9	0,00
zone + sexe + saison + annee + zone*age + saison*age	-59,30	33	4,97	201,86	33,9	0,00

age + sexe + annee	-91,88	9	18,22	202,93	34,9	0,00
age + sexe + annee	-91,88	9	18,22	202,93	34,9	0,00
age + saison + saison*age	-84,60	19	8,63	212,48	44,5	0,00
age + saison + annee + saison*age	-83,22	21	7,81	214,96	47,0	0,00
age + saison + sexe + saison*age	-83,67	21	7,81	215,85	47,9	0,00

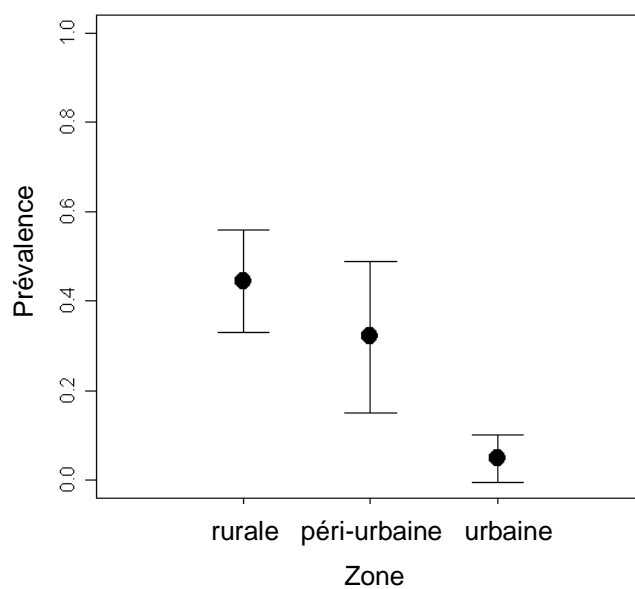


Figure 8: Prévalence d'*E. multilocularis* prédites en fonction du niveau d'urbanisation.

B.2.2. Analyse spatiale des prévalences

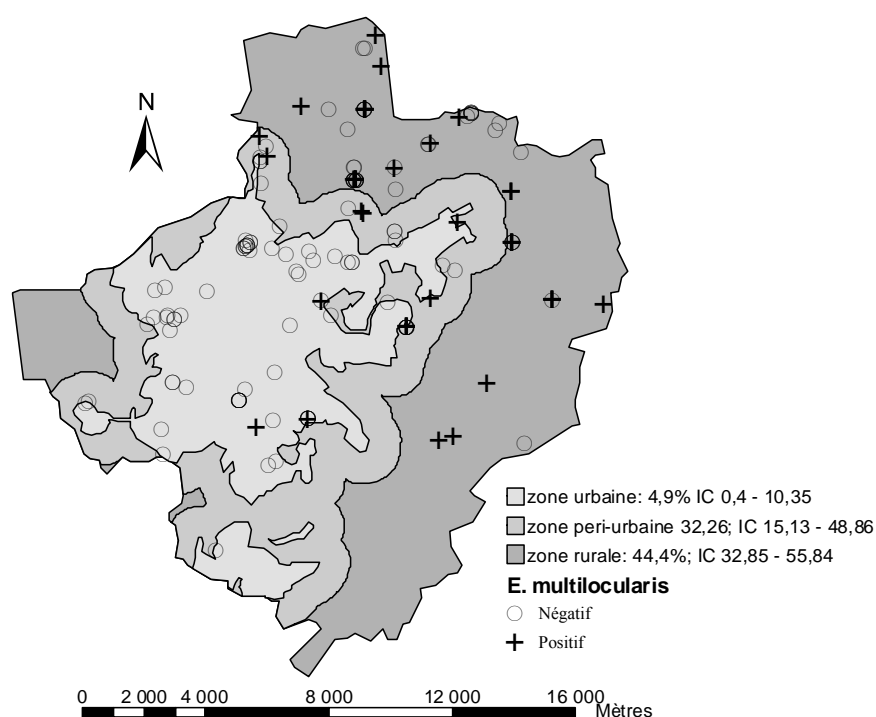
Un modèle spatial intégrant les coordonnées x et y des prélèvements ainsi que leur interaction a été ajusté aux données. La comparaison des AICc du modèle spatial et du modèle considérant l'effet zone ne montre pas de différence ($\Delta_i < 2$) (Tableau 3). Ainsi le modèle spatial n'informe pas plus sur la structure spatiale de l'infection que le modèle zone. La représentation cartographique des deux types d'approche montre dans les deux cas un gradient d'infection urbain-rural (Figure 9).

Cependant, le modèle spatial semble montrer un deuxième gradient rural sud/sud-est - nord/nord-ouest qu'il faut considérer avec précaution : l'effet «bordure de zone» avec une absence de données à l'extérieur de la zone d'étude rend les courbes de tendance peu précises (il y a alors sur-extrapolation du modèle spatial).

Tableau 3: Comparaison des modèles envisagés pour expliquer l'infection par *E. multilocularis*. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike.

modèles	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
X + Y + X : Y	-79,5	4	41,0	167,3	0,0	0,54
zone	-80,9	3	54,7	168,0	0,7	0,39
X	-84,2	2	82,0	172,4	5,1	0,04
X + Y	-83,7	3	54,7	173,5	6,2	0,02
Y	-93,9	2	82,0	191,96	24,9	0,00

a)



b)

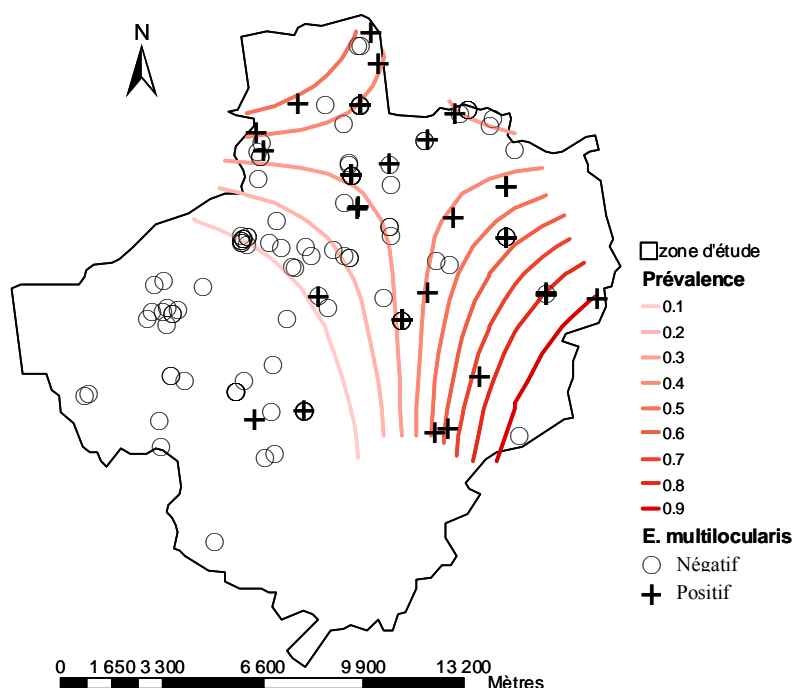


Figure 9: Distribution spatiale de l'infection du renard roux par *E. multilocularis*,
a) Distribution des cas positifs et négatifs et représentation des prévalences par zone ; b) Distribution des cas positifs et négatifs et courbes de tendance des prévalences d'*E. multilocularis*.

B.2.3. Distribution de la biomasse parasitaire

Le tableau 4 présente la distribution des charges parasitaires pour chaque niveau d'urbanisation et pour les animaux juvéniles (0-1 an) et adultes (>1 an). Le test de Kruskal-Wallis n'a pu mettre en évidence de différence entre âge ($p=0,45$) et niveaux d'urbanisation ($p=0,13$). De la même façon, aucune différence n'a été mise en évidence entre les charges parasitaires des jeunes mâles et celles du reste de la population ($p=0,48$). La charge parasitaire maximum observée est de 135565 parasites. Cet échantillon, provenant d'un animal péri-urbain juvénile collecté en septembre, représente à lui seul 82% de la charge parasitaire totale. Les trois individus urbains positifs, avec une charge parasitaire totale de 87 spécimens, représentent 0,05% de la charge parasitaire totale. Hofer et al. (2000) à Zürich et Fischer et al. (2005) à Genève ont utilisé des classes de charge parasitaire pour décrire la distribution de la biomasse du parasite. L'échantillon de Nancy présente 18 individus avec une charge parasitaire de moins de 100 spécimens, 35 individus (77%) avec moins de 1000 spécimens soit 4% de la biomasse alors que les charges parasitaires supérieures à 1000, observées chez 10 individus (22%) constituent 96% de la biomasse totale.

Tableau 4: Distribution des charges parasitaires en fonction du niveau d'urbanisation et de la classe d'âge.

	Nombre de renards analysés	Nombre de renards infectés	% de la Biomasse totale	Charge parasitaire			
				Médiane	Minimum	Maximum	Totale
Zone rurale	72	32	13,67	190	1	7220	22501
Zone péri-urbaine	31	10	86,28	485	2	135565	142033
Zone urbaine	61	3	0,05	4	3	80	87
Juvenile	68	15	87,54	445	3	135565	144107
Adulte	84	27	11,46	145	1	7220	18864
Age indéterminé	12	3	1	555	15	1440	1650
Total	164	45	100	150	1	135565	164621

B.3. Discussion

La recherche de *E. multilocularis* chez des renards roux de l'agglomération nancéienne a mis en évidence un gradient d'infection décroissant de la zone rurale à la zone urbaine comme cela a été observé dans les études suisses. La figure 10 met en évidence les difficultés de comparaison de ces gradients décrits par les auteurs (Hofer et al. 2000, Fisher et al. 2005, Hegglin et al. 2007).

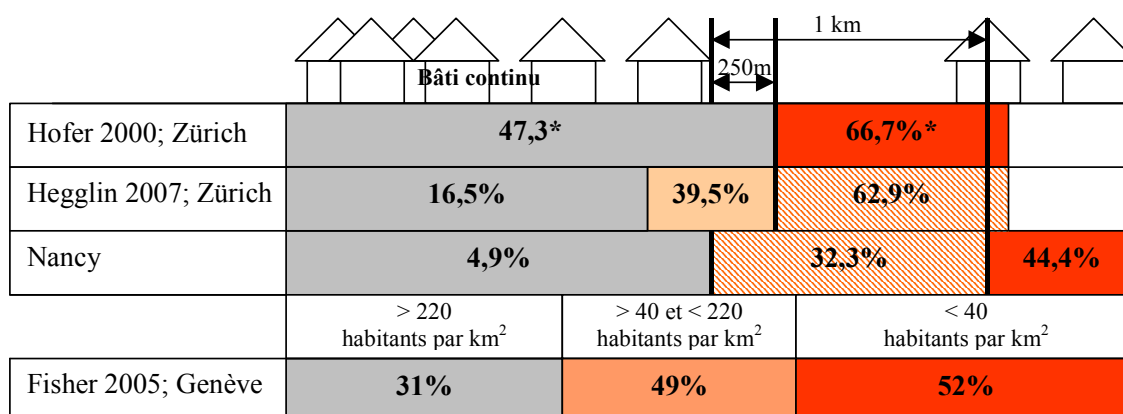


Figure 10: Représentation schématique des niveaux d'urbanisation et gradients de prévalences vulpines d' *E. multilocularis* associés, Gris : zone urbaine; Rouge et blanc :zone péri-urbaine ; Rouge : zone rurale ; Orange : zone résidentielle ; Orange clair : zone frontalière,*prévalences hivernales.

En effet, le découpage de la zone d'étude ainsi que les définitions des termes « urbain », « péri-urbain » et « rural » varient d'une étude à l'autre. Pour la ville de Zürich, Hofer et al. (2000) et Hegglin et al. (2007) ont utilisé un découpage basé sur le contour de la zone de bâti. La zone urbaine selon Hofer et al. (2000) constitue une zone de bâti additionnée d'une bande tampon de 250 m de large alors que Hegglin et al. (2007) ont différencié le bâti continu (100 m maximum entre les habitations) et une zone frontalière (250 m de part et d'autre de la limite de bâti). Cette zone frontalière, à la limite de la zone urbaine, est ainsi composée de zones résidentielles, jardins, parcs et terrains de sports. Fisher et al. (2005) ont défini les niveaux d'urbanisation non pas en fonction du bâti mais en fonction des densités de population humaine. Dans l'étude genevoise, la zone urbaine présente des densités de plus de 220 habitants au km². Le paysage de la ville de Genève étant formé d'une vaste zone résidentielle atteignant

parfois 2km de large, l'auteur a distingué dans son étude une zone résidentielle d'une densité humaine comprise entre 40 et 220 habitants par km². Conformément aux critères utilisés, ce secteur intègre également des « îlots résidentiels » tels que les villages et bourgs avoisinants et localisés dans la zone rurale. Les définitions utilisées lors de l'étude nancéienne sont plus proches des définitions de Hegglin et al. (2007) à la différence près que l'étude de Nancy n'intègre pas une zone de frontière de 500 m de large et que le bâti continu est défini par un maximum de 200 m entre les habitations. De plus, la particularité de l'agglomération nancéienne est une interface entre les zones urbaine et rurale assez nette avec un bâti dense dès la périphérie. Ainsi, les différences de définition du milieu urbain selon les auteurs rendent difficile la comparaison des prévalences observées dans ces villes pour un même niveau d'urbanisation. Cependant, et en ne considérant que la limite du bâti, les prévalences urbaines de Zürich sont 4 fois plus faibles que les prévalences rurales alors que les prévalences urbaines de Nancy sont 8 fois plus faibles qu'en zone rurale (Figure 11). Ces différences peuvent être expliquées soit par un statut parasitaire différent des deux populations vulpines soit par une structure et une distribution des échantillons différentes (proportions de jeunes, nombre important de prélèvements en bordure etc...).

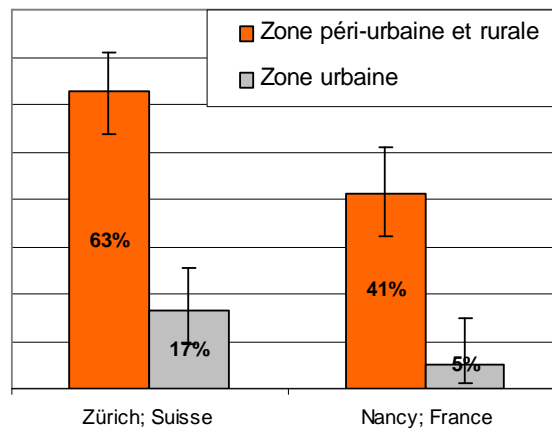


Figure 11: Prévalences de l'infection chez les renards de la ville de Zürich et de la ville de Nancy.

La situation parasitaire nancéienne est probablement à l'origine d'un moindre rendement du cycle parasitaire. En effet, de par son fonctionnement dixène intégrant un stade libre dans l'environnement, le cycle peut être affecté par différentes perturbations.

La fréquence du parasitisme du renard roux peut être réduite à cause d'une faible probabilité d'infection de l'hôte définitif (modification des relations proie-prédateur) et/ou à cause d'une faible probabilité d'infection de l'hôte intermédiaire (environnement défavorable à la survie libre du parasite; modification du comportement de défécation de l'hôte définitif, changement d'hôte intermédiaire au profit d'une espèce physiologiquement moins sensible au parasite). Dans le cas des environnements urbains, les principales hypothèses portent sur une diminution de la disponibilité en hôtes intermédiaires et/ou sur des modifications comportementales perturbant la relation proie-prédateur (Deplazes et al. 2004). Une étude très récente réalisée à Zürich a mis en évidence que les faibles prévalences observées chez le renard roux en milieu urbain par rapport à la périphérie de la ville étaient concomitantes d'une diminution de la prédation sur les rongeurs (Hegglin et al. 2007). Cependant, la diminution de prédation observée sur les campagnols *Arvicola terrestris* et *Microtus arvalis* a été moins prononcée que ce que la baisse des densités de rongeurs observée sur le terrain ne pouvait le laisser présager. Ces résultats suggèrent donc une relation proie-prédateur nuancée selon la zone.

Dans les années 80, les prévalences vulpines en Meurthe et Moselle atteignaient 25% (Aubert et al. 1987) alors qu'aujourd'hui une prévalence rurale de 44% a été mise en évidence sur notre zone d'étude. Cette variation pourrait être due à une collecte de prélèvements dans un secteur plus favorable à la présence du parasite ou à une augmentation dans le temps des prévalences vulpines à l'échelle départementale. En effet, une telle tendance a été observée dans diverses régions depuis une dizaine d'années notamment en Allemagne dans le Bade-Würtemberg et en Bavière (Lucius et Bilger 1995a, Romig et al. 1999b, Eckert et al. 2000, König et al. 2005). Une augmentation générale des prévalences ne paraît donc pas improbable pour le département de la Meurthe et Moselle. Une recherche du parasite avec un échantillonnage réparti sur l'ensemble du département est nécessaire à la confirmation de cette hypothèse.

La prévalence péri-urbaine de 32% souligne l'importance sanitaire de la situation. En effet, les zones péri-urbaines sont en partie constituées de zones récréationnelles comme des jardins ou des aires de promenade régulièrement fréquentés par les citoyens. Le risque d'infection y est présent, tant par l'ingestion de végétaux souillés que par l'ingestion d'œufs présents sur le pelage d'animaux domestiques comme le chien. En

effet, de par leur comportement de marquage, les chiens peuvent se rouler sur le sol, notamment dans des déjections d'autres animaux, dont le renard roux, et ainsi constituer des vecteurs passifs de la parasitose. Chiens et chats ayant un comportement de chasse vers les hôtes intermédiaires sont également susceptibles d'héberger la forme adulte du parasite et de transmettre ainsi directement la parasitose.

C'est dans la zone rurale que la prévalence vulpine est la plus élevée (44%), mais l'activité humaine y étant moindre, le risque de contamination humaine pourrait y être inférieur à celui de la zone péri-urbaine.

L'étude des charges parasitaires apporte une information quantitative sur la distribution possible de la contamination environnementale. Les charges parasitaires des populations vulpines étant très hétérogènes, la contamination environnementale est donc assurée par un très faible nombre d'individus et devrait donc être spatialement très hétérogène. En effet, l'échantillon de renards analysés dans cette étude montre qu'un seul individu représentait 82% de la charge parasitaire totale. La distribution de la biomasse parasitaire pourrait donc davantage renseigner sur la distribution de la contamination environnementale et la dynamique de transmission du parasite que la distribution des cas vulpins positifs. La population vulpine étudiée montre une biomasse parasitaire très agrégée. La contamination environnementale pourrait donc être très hétérogène et être expliquée par le comportement de défécation de quelques individus à forte charge parasitaire. L'étude des déplacements et de l'utilisation de l'espace dans un modèle « renard roux fortement parasité » pourrait donc être un élément essentiel dans la compréhension de la dynamique spatiale de la contamination environnementale.

Aucune influence de la saison, du sexe et de l'âge sur l'infection par *E. multilocularis* n'a pu être mise en évidence. Des prévalences hivernales plus élevées sont fréquemment observées dans les zones d'endémie maximale telles que l'arc montagneux jurassien (Contat et al. 1983, Grisot 1990, Deplazes et Eckert 2001). Aucun effet de la saison sur les prévalences n'a pu être mis en évidence sur le secteur de Nancy. Il est donc envisageable que la saisonnalité de l'infection du renard soit moins marquée sur notre zone d'étude. Cela pourrait être expliqué par la situation en plaine de la zone d'étude et par le dégagement thermique produit par la ville (effet d'îlot thermique urbain décrit par Oke et Maxwell (1975)). L'influence de l'âge sur le parasitisme du renard roux reste variable. Alors que certaines études n'indiquent pas de relation entre l'âge et le parasitisme (Yimam et al. 2002, Fischer et al. 2005), d'autres mettent en évidence des

populations juvéniles plus fortement infectées tant en fréquence (Tackmann et al. 1998, Hofer et al. 2000) qu'en intensité (Fischer et al. 2005). Tackmann et al. (1998) invoquent l'acquisition d'une immunité de protection chez les adultes, favorisée en zone de haute endémie par des ingestions successives de rongeurs parasités. Le cas des renards urbains reste particulier. Selon Hofer et al. (2000), le parasitisme urbain est plus prononcé chez les mâles subadultes en période hivernale. Sur le secteur de Nancy, les quelques renards urbains identifiés porteurs du parasite étaient de jeunes mâles de moins d'un an. Les renards urbains sont donc la seule population vulpine dont on suspecte un parasitisme potentiellement lié au sexe. Les jeunes mâles sont souvent à la recherche de nouveaux territoires et ont donc souvent des territoires instables (Trehwella et al. 1988). Il n'est alors pas exclu que ces individus puissent se contaminer à l'extérieur de la ville et importer le parasite en trouvant dans l'environnement urbain un territoire libre ou libéré.

B.3.1. Limite des analyses due au mode de prélèvement

Lors des études de prévalence à étendue sectorielle, la principale limite est la disponibilité en cadavres de renards roux dans un temps donné. En effet, vu la faible prévalence enregistrée en milieu urbain, il aurait été nécessaire d'obtenir un échantillon de renards roux beaucoup plus important pour mettre en évidence un éventuel effet de la saison, du sexe ou de l'âge sur le parasitisme. De plus, la quantité de renards analysés en milieu urbain dépend du nombre de citoyens éprouvant le besoin de faire appel à un piégeur et du succès de l'action de piégeage. Etant donné que, d'une part, il n'est pas éthiquement envisageable de prélever l'ensemble de la population et que d'autre part c'est techniquement impossible, il serait donc plus approprié, afin de réaliser une analyse sur un plus grand échantillon, d'effectuer un suivi de l'infestation sur de nombreuses années ou d'intégrer différentes villes en zone d'endémie en incluant toutefois la ville comme facteur de variabilité (vu les tailles et les structures changeantes).

L'application du modèle spatial à des types de prélèvements non contrôlés reste problématique. En effet, la collecte de renards roux est conditionnée par les actions de chasse et de piégeage souvent réalisées sur un même secteur et parfois à la même adresse pour le piégeage. L'analyse spatiale de ces échantillons spatialement dépendants devient donc discutable et se trouve alors limitée par ces modes de prélèvement

généralement non contrôlés et peu flexibles malgré la disponibilité de modèles spatiaux permettant de traiter le problème de l'autocorrélation.

C. PARTIE II : DISPONIBILITE EN *ARVICOLA TERRESTRIS* ET *MICROTUS SP.* LE LONG DU GRADIENT D'URBANISATION ET UTILISATION DE LA RESSOURCE DISPONIBLE PAR LE RENARD ROUX

Le rendement du cycle parasitaire d'*E. multilocularis* dépend de l'intensité de la relation proie-prédateur. Or, les modifications du régime alimentaire du renard apparaissent associées aux variations de densité des proies disponibles sur le terrain. Ainsi, une moindre prédation du renard roux sur les campagnols reste un élément de réponse dans l'interprétation du gradient décroissant d'infection rural-urbain (Deplazes et al. 2004). Jusque très récemment, aucune étude ne faisait état simultanément de la disponibilité en hôtes intermédiaires et de leur fréquence de consommation par le renard roux le long d'un gradient d'urbanisation. Hegglin et al. (2007) ont récemment mis en évidence, à Zürich, que la disponibilité en *A. terrestris* pour le renard roux était plus faible dans les prairies et pâtures urbaines que dans celles de la périphérie de la ville. Ces variations de densité ont été observées simultanément avec une diminution de la consommation de cette espèce par le renard roux et à une diminution de la prévalence vulpine. Le genre *Microtus*, bien que rarement présent dans les prairies et pâtures de cette zone d'étude, représentait une part du régime alimentaire aussi importante que celle d'*A. terrestris*. Ces observations confirment donc la nécessité d'étoffer, d'une part, les informations qui concernent la réponse alimentaire du renard roux aux variations de densité des hôtes intermédiaires – proies le long du gradient d'urbanisation et, d'autre part, la nécessité de caractériser les variables environnementales favorisant la présence des hôtes intermédiaires en milieu urbanisé.

L'objectif de ce chapitre est donc de déterminer, à étendue sectorielle et grain d'une parcelle, l'influence du niveau d'urbanisation (rural, péri-urbain, urbain), du milieu et de la saison sur la disponibilité en *Microtus sp.* et en *Arvicola terrestris*, hôtes intermédiaires du parasite et de définir l'utilisation de cette ressource le long du gradient d'urbanisation.

Quelles sont les espèces de micromammifères disponibles dans les parcs et friches du milieu urbain ?

Quelle est l'influence du niveau d'urbanisation, du milieu et de la saison sur les populations de *Microtus* sp. et d'*Arvicola terrestris*?

La réponse des renards à la disponibilité en *Microtus* sp. et *Arvicola terrestris* varie t'elle en fonction du niveau d'urbanisation?

C.1. Matériel et Méthodes

C.1.1. Choix des parcelles d'études

Soixante huit parcelles ont été sélectionnées pour évaluer la disponibilité en *Microtus* sp. et *A. terrestris*, en fonction du milieu et du niveau d'urbanisation à partir de photographies aériennes, de la carte IGN au 1/25000 et de prospections sur le terrain (Figure 12).

Les milieux étudiés sont :

- Prairies et pâtures en zone rurale.
- Prairies, pâtures et jardins en zone péri-urbaine.
- Friches, jardins et parcs en zone urbaine.

Ainsi les prairies et pâtures ont été sélectionnées selon la disponibilité sur le terrain et de façon à obtenir une répartition spatiale homogène des transects sur le territoire. Les pâtures sont prédominantes dans le paysage agricole de la zone d'étude, 27 ont été sélectionnées (10 péri-urbaines et 17 rurales). Quinze prairies ont été suivies (9 péri-urbaines et 6 rurales).

Le fractionnement des zones vertes en milieu urbain est tel, que le nombre de jardins, parcs et friches est limité. L'ensemble des sites repérés ont donc été inclus dans l'étude.

Les jardins (5 en zone urbaine et 4 en zone péri-urbaine) sont en fait constitués chacun d'un ensemble de plusieurs dizaines de jardins privatifs clôturés. Comme il était

impossible d'accéder à tous les jardins pendant l'étude, seules les allées ont été prospectées. Le milieu étudié ici est donc un milieu annexe.

Les milieux spécifiques de la zone urbaine sont représentés par 10 parcs et 7 friches (dont 3 écartées en cours d'étude principalement à cause de leur réaménagement en zone bâtie). L'ensemble des parcelles a été géoréférencé à l'aide d'un GPS.

C.1.2. Estimation des densités relatives de *Microtus* sp. et d'*Arvicola terrestris*

Les densités relatives de *Microtus* sp. et d'*A. terrestris* ont été estimées par une méthode indiciaire. Cette méthode de mesure, largement utilisée dans l'estimation des densités à échelle sectorielle, a été calibrée à partir des densités estimées par piégeage (Delattre et al. (1990a) et Quéré et al. (2000) pour *Microtus arvalis*; Giraudoux et al. (1995) pour *A. terrestris*). Dans chaque parcelle la diagonale la plus longue est divisée en intervalles de 10m de long et de 2,5 m de large de part et d'autre de la diagonale. Dans chaque intervalle les indices de présence-absence de campagnols terrestres et de campagnols des champs sont relevés.

Les indices de surface retenus pour *A. terrestris* sont les tumuli de terre répartis en tache, récents et identifiés à partir de leur taille et de leur forme. Les indices de présence de *Microtus arvalis* sont des galeries présentes dans l'herbe et des entrées de terriers présentant des crottes.

L'indice d'occupation de la parcelle par chaque espèce est obtenu par le rapport du nombre d'intervalles occupés au nombre total d'intervalles. L'utilisation de cette méthode ne permet pas la distinction entre *M. arvalis* et *M. agrestis* dans les milieux où les deux espèces cohabitent. La probabilité de présence des deux espèces étant forte dans les milieux "friches" et "jardins", les espèces *M. arvalis* et *M. agrestis* n'ont pas été dissociées. Cependant, des captures de micromammifères réalisées dans les friches urbaines étudiées ont montré une présence négligeable de *M. agrestis* par rapport à *M. arvalis*. En effet, l'identification des espèces à partir des tables dentaires des 45 *Microtus* sp. capturés a permis d'identifier 2 *Microtus agrestis* et 43 *Microtus arvalis*.

Les parcours ont été réalisés à chaque saison (janvier, avril, juillet, octobre) en 2005 et 2006 pour les friches, parcs et jardins (en milieu péri-urbain et urbain) et à chaque saison en 2006 uniquement pour les prairies et pâtures (en milieu péri-urbain et rural).

L'échantillonnage réalisé en été n'est pas inclus dans les analyses car la hauteur de végétation dans certaines parcelles ne permettait alors pas une bonne détection des indices. A chaque saison, le nombre d'intervalles parcourus était de 1114 en milieu urbain (friches : 289 ; jardins : 306 ; parc : 440) ; 1130 en milieu péri-urbain (jardins : 291 ; pâtures : 456 ; prairies : 384) ; 878 en milieu rural (pâtures : 675 ; prairies : 204).

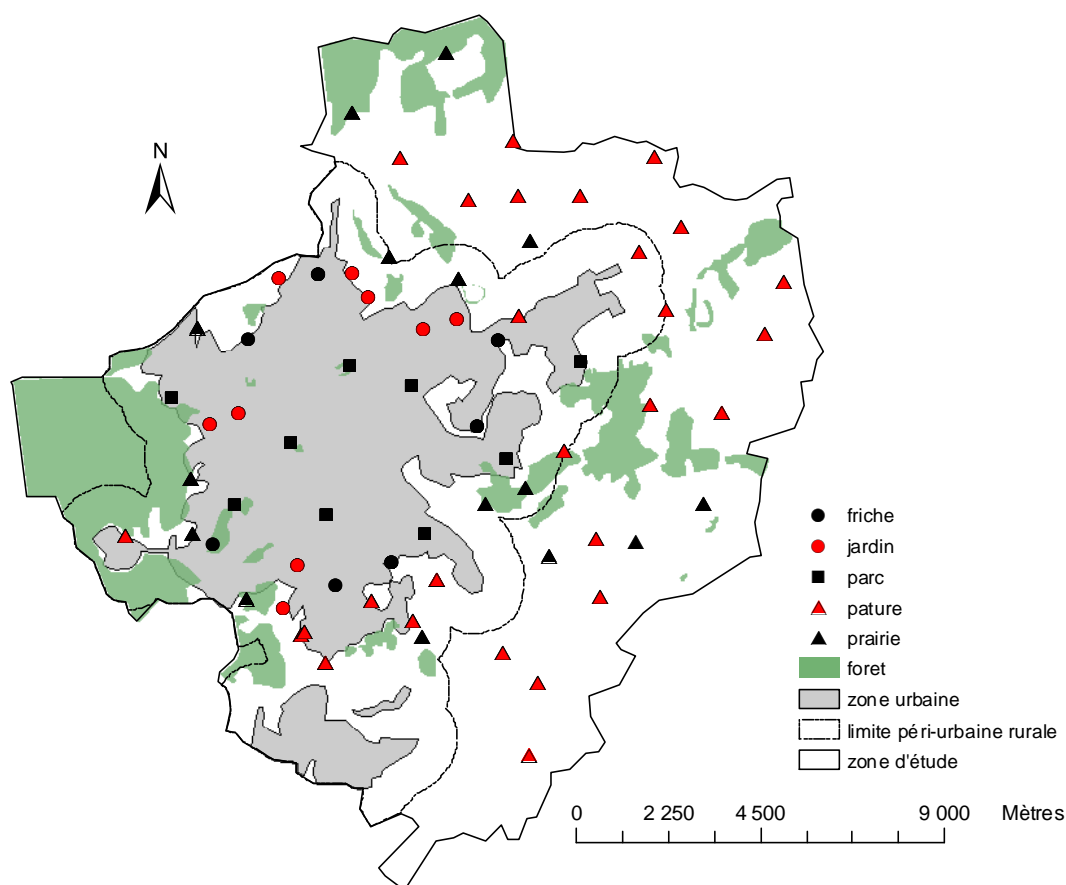


Figure 12: Localisation des différentes parcelles échantillonnées.

C.1.3. Piégeage de micromammifères dans les parcs et friches

Le but de ce piégeage était de déterminer quelles étaient les espèces de rongeurs présentes dans divers milieux de la zone urbaine et d'estimer leur abondance relative. Des sessions de piégeage en ligne, ciblées sur les genres *Microtus* et *Apodemus* et sur l'espèce *Myodes (Clethrionomys) glareolus*, ont été réalisées dans le milieu "friche", chaque saison entre l'été 2005 et l'automne 2006. Le piégeage en ligne repose sur

l'existence d'une relation de proportionnalité entre la densité de population et le nombre de captures effectuées en un temps donné sur une longueur de ligne de pièges (Spitz et al. 1974). Dans un premier temps, le piégeage a été réalisé dans cinq parcelles en friches. En cours d'étude, deux sites ont subi des réaménagements rendant le piégeage impossible. Les résultats ne porteront donc que sur les 3 sites qui ont été échantillonnés tout au long de l'étude. En été 2005, une session de piégeage a également été réalisée dans 5 des 10 parcs de la zone d'étude. Un piégeage exhaustif et répété sur de vastes surfaces n'est pas sans affecter gravement les populations échantillonnées et fournit donc une représentation biaisée des évolutions naturelles (Spitz et al. 1974). Des pièges UGGLAN contenant des appâts (graines de tournesol et morceaux de carottes) et permettant la survie des animaux ont donc été utilisés. Cette méthode de piégeage a donc permis de relâcher les individus capturés après marquage. Elle influence donc au minimum la population étudiée.

Le piégeage a été réalisé de manière à obtenir une pression de piégeage identique dans toutes les parcelles. La distance entre deux pièges doit être telle qu'un minimum de deux pièges soit présent à l'intérieur de chaque domaine vital de l'espèce étudiée (Spitz 1969). Pour le campagnol des champs, qui a la plus petite taille de domaine vital parmi les espèces étudiées, la distance entre deux pièges a été estimée par Spitz (1969) à environ 3 mètres. Les pièges ont été disposés le long des transects tout les 3m avec l'entrée du dispositif au point le plus bas et une orientation aléatoire. Les pièges sont ensuite relevés chaque jour pendant 3 jours consécutifs, ce qui permet théoriquement de capturer 90 à 100% des animaux présents sur le site. La distinction entre le campagnol agreste et le campagnol des champs, notamment chez les jeunes individus, est difficile. Elle ne peut s'effectuer avec certitude qu'à partir de l'examen des dents (Le Louarn et Quéré 2003). L'examen dentaire n'étant réalisable que sur des individus morts, la distinction entre les espèces *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* n'a pas été effectuée. L'identification des individus piégés est limitée au genre pour *Apodemus* et à l'espèce pour *Myodes glareolus*. L'indice d'abondance a été déterminé comme le nombre moyen d'individus capturés pour 100 mètres de ligne de pièges.

C.1.4. Récolte de fèces et analyse du régime alimentaire

L'utilisation de la ressource disponible a été évaluée à partir de l'analyse de fèces récoltées lors du parcours des transects. Les critères d'identification des fèces étaient la

forme, la taille, l'odeur mais également la présence de résidus alimentaires typiques du renard roux tel que les fruits. Après récolte, les fèces ont été décontaminées à -80°C pendant une semaine. Les fèces ont ensuite été dilacérées et laissées à tremper pendant 24 h dans une eau savonneuse puis nettoyées à l'eau au-dessus de deux tamis successifs de maille 1000 μm et 500 μm . Après 48 h de séchage à l'étuve à 60°C , les restes de micromammifères ont été triés et identifiés par examen des dents (Chaline et al. 1974) et/ou examen des poils (Day 1966, Debrot et al. 1982). Les fréquences d'apparition des rongeurs ont été déterminées relativement au nombre de fèces examinées.

C.1.5. Analyses statistiques

Dans une parcelle, l'influence du niveau d'urbanisation, du milieu et de la saison sur l'abondance de *Microtus* sp. et *A. terrestris* (exprimé en nombre d'intervalles positifs) a été examinée au moyen de modèles linéaires généraux. Le nombre d'intervalles parcourus le long d'un transect « ninter » a été ajouté en amont de chaque modèle afin de prendre en compte la différence de taille des transects réalisés. Si les populations de *Microtus* sp. et d'*A. terrestris* se distribuent sous forme agrégative, les indices de présence de *Microtus* sp. et *A. terrestris* suivent une distribution binomiale négative. Cette hypothèse a été vérifiée en comparant la variance des données à leur moyenne: lorsque le rapport est largement supérieur à un, ceci indique qu'une distribution binomiale négative est plus appropriée qu'une distribution de Poisson. Dans la cas où le modèle binomial négatif ne convergait pas, il lui a été substitué un modèle quasi Poissonien qui relaxe l'hypothèse d'égalité entre moyenne et variance de la distribution Poissonienne classique (Maindonald et Braun 2007). Les mêmes parcelles étant ré-échantillonnées chaque saison (mesures répétées), une comparaison des abondances moyennes de *Microtus* sp. et *A. terrestris* dans les parcelles au cours du temps a été effectuée. Dans le cas où une différence significative apparaissait nous avons considéré que la mesure répétée au cours du temps pouvait conduire à une pseudoréplication. Nous avons donc considéré la variable parcelle comme une variable aléatoire dans un modèle généralisé à effet mixte (GLMM). Actuellement, il n'existe pas de méthode fiable permettant la comparaison des GLMM (Antonio et Beirlant 2007). La comparaison des modèles a donc été basée, faute de mieux, sur les critères d'Akaike (Burnham et Anderson 2002). La somme des observations étant inférieure à 40 fois le nombre de variables explicatives, la sélection a été réalisée en retenant le modèle à plus

petit AICc. Lorsque cette différence d'AICc était faible (<2), le modèle le plus parcimonieux, c'est à dire celui qui générait le moins de paramètres, a été retenu. Les intervalles de confiance (IC) des coefficients des modèles (Coef.) ont été calculés par la méthode des permutations de Monte Carlo ($p=1000$). La qualité de l'ajustement a été examinée par observation graphique de la variabilité et de la normalité des résidus.

C.1.5.1. Influence du niveau d'urbanisation sur les populations de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris*

L'objectif des premières analyses était d'étudier l'effet de l'urbanisation sur les densités de *Microtus sp.* et *A. terrestris*. Cependant, seuls quelques milieux sont présents dans plusieurs niveaux d'urbanisation. L'étude de l'effet de l'urbanisation porte donc sur les prairies/pâtures présentes dans les zones péri-urbaine et rurale et sur les jardins présents dans les zones urbaine et péri-urbaine.

Les variables expliquées des modèles étaient successivement le nombre d'intervalles positifs pour *A. terrestris* et le nombre d'intervalles positifs pour *Microtus sp.*. Chaque modèle testé considérait en premier lieu le nombre d'intervalles parcourus (variable « ninter ») lors du comptage du nombre d'intervalles positifs en campagnols. Afin d'étudier l'impact du gradient rural/péri-urbain (variable « zone^a ») sur les densités de rongeurs des prairies et pâtures, l'effet de la saison « saison » et du type de milieu « milieu » a été considéré. Pour étudier l'impact du gradient péri-urbain/urbain (variable « zone^b ») sur les densités de rongeurs des allées de jardins, l'effet de l'année « année » et de la saison « saison » a été considéré, les jardins ayant été parcourus pendant deux années successives.

C.1.5.2. Influence du milieu et de la saison sur les populations de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris*

Lorsqu'aucun effet de l'urbanisation n'a pu être mis en évidence, l'ensemble des milieux était regroupés en un même jeu de données.

L'effet du type de milieu et de la saison sur les populations de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* a été analysé pour 2006, seule année où tous les milieux sont représentés.

C.1.5.3. Fréquences d'occurrence de rongeurs dans les fèces

Les fréquences d'occurrence des rongeurs entre niveaux d'urbanisation et entre saisons ont été comparées au moyen du test du χ^2 (Scherrer 1984).

La relation entre les densités relatives de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* et leurs fréquences relatives d'occurrence dans les fèces collectées sur les transects parcellaires a été testée au moyen d'un test de rang de Spearman (Scherrer 1984).

C.2. Résultats

C.2.1. Disponibilité en micromammifères dans les parcs et friches

Une session de 552 nuits pièges a été réalisée dans les parcs pendant l'été 2005. Sur les 5 parcs publics échantillonnés, une seule capture a été obtenue, un *Myodes glareolus*. soit 0,07 capture pour 100 m.

De l'été 2005 à l'automne 2006 chaque saison comptabilisait 348 nuits pièges dans les friches. La figure 13 présente l'évolution saisonnière des indices de capture des micromammifères dans les friches. Cent soixante huit *Microtus sp.*, 65 *Apodemus sp.*, 5 *Myodes glareolus* et 21 *Sorex sp.* ont été capturés. Le genre *Microtus sp.* représentait 65% du total des captures effectuées. Quatre vingt trois pour cents des captures ont été réalisées en été.

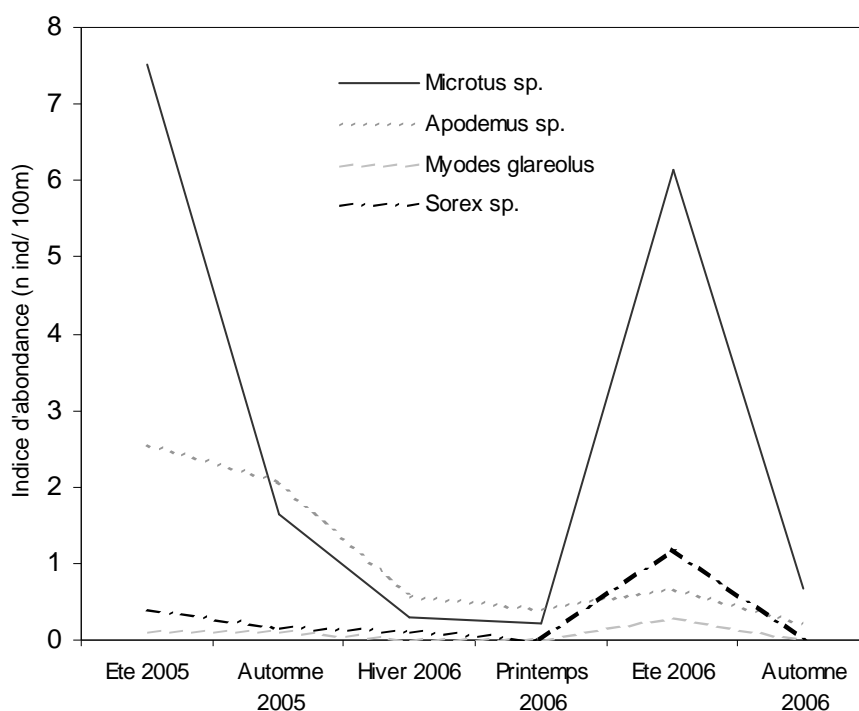


Figure 13: Evolution saisonnière des captures de micromammifères réalisées dans les friches urbaines.

C.2.2. Influence du niveau d'urbanisation sur les indices de présence/absence de *Microtus* sp. et d'*Arvicola terrestris*

Les indices de présence de *Microtus* sp. dans les prairies et pâtures et dans les jardins présentent un rapport variance sur moyenne largement supérieur à un (Prairies et pâtures : $47,3/ 3,52 \gg 1$; jardins : $2,14/ 0,44 \gg 1$) indiquant une distribution agrégative. La comparaison des abondances moyennes des parcelles, indépendamment de la saison, du milieu et de la zone, indique un effet significatif de la parcelle sur les données des prairies et pâtures et des jardins ($p(\chi^2) < 0,001$). Un modèle mixte à lien binomial négatif a donc été utilisé. La comparaison des AICc des modèles (tableau 5) montre que le modèle sélectionné, qui explique le mieux le nombre d'indices de présence de *Microtus* sp., exclut le niveau d'urbanisation comme variable explicative, tant pour les milieux prairies et pâtures que pour les milieux jardins.

Tableau 5: Recherche de l'influence de l'urbanisation sur les indices de présence de *Microtus* sp. et d'*Arvicola terrestris* dans les milieux prairiaux et les jardins. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δi : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; wi : poids d'Akaike ; ninter : nombre d'intervalles parcourus ; zone_a : zone péri-urbaine et rurale ; zone_b : zone péri-urbaine et urbaine ♦ : modèles de quasi-Poisson. En gras : modèle sélectionné.

<i>Microtus</i> sp.						
a) Prairies et pâtures	LL	K	n/K	AICc	Δi	wi
ninter+saison+milieu	-54,3	6	20,3	121,0	0,0	0,36
ninter+saison	-55,3	5	24,4	121,2	0,2	0,33
ninter+saison+milieu+zone _a	-53,3	7	17,4	122,0	1,0	0,22
ninter+saison+milieu*zone _a	-53,7	8	15,3	123,9	2,8	0,09
ninter	-75,5	3	40,7	157,2	36,2	0,00
b) Jardins	LL	K	n/K	AICc	Δi	wi
ninter+annee+saison	-13,4	7	10,3	42,6	0,0	0,62
ninter+annee	-18,1	4	18,0	44,8	2,2	0,20
ninter+annee+saison+zone _b	-13,4	8	9,0	45,1	2,5	0,17
ninter	-22,9	3	24,0	52,2	9,6	0,01
<i>Arvicola terrestris</i>						
c) Prairies et pâtures ♦	LL	K	n/K	AICc	Δi	wi
ninter+saison+milieu*zone _a	-123,0	7	17,4	263,1	0,0	0,34
ninter	-128,6	2	61,0	263,3	0,2	0,30
ninter+saison	-126,8	4	30,5	264,0	1,0	0,21
ninter+saison+milieu	-126,4	5	24,4	265,2	2,1	0,12
ninter+saison+milieu+zone _a	-126,3	6	20,3	267,3	4,2	0,04
d) Jardins	LL	K	n/K	AICc	Δi	wi
ninter	-33,5	3	24,0	73,4	0,0	0,58
ninter + annee	-33,0	4	18,0	74,5	1,1	0,33
ninter + annee + saison	-30,9	7	10,3	77,7	4,3	0,07
ninter + annee + saison + zone _b	-30,5	8	9,0	79,3	5,9	0,03

Les indices de présence d'*A. terrestris* dans les prairies/ pâtures et dans les jardins présentent un rapport variance sur moyenne largement supérieur à un (Prairies et pâtures : 31,7 / 3,04 >>1 ; jardins : 5,87/1,63>>1) indiquant une distribution agrégative. Cependant, pour les données issues des prairies et pâtures, le modèle binomial négatif ne converge pas, un modèle quasi-Poissonien a donc été utilisé. La comparaison des abondances moyenne des parcelles (indépendamment de la saison, du milieu et de la zone) du modèle quasi-Poisson (pour les prairies et pâtures) et du modèle binomial

négligeable (pour les jardins) indique un effet significatif de la parcelle sur les données des prairies et pâtures et des jardins ($p(\chi^2) < 0,001$). Pour l'espèce *A. terrestris*, la comparaison des combinaisons des modèles mixtes montre une influence de l'interaction milieu-zone (tableau 5). Cependant, ce modèle est peu différent du modèle intégrant l'effet ninter seul ($\Delta i < 2$) et le principe de parcimonie conduit à choisir le modèle présentant le plus petit nombre de paramètres. L'influence de la zone sur les données issues des prairies et pâtures ne peut donc être démontrée. De même, aucune influence de la zone n'a pu être mise en évidence sur les indices d'*A. terrestris* dans les jardins.

C.2.3. Influence du milieu et de la saison sur les indices de présence/absence de *Microtus* sp. et d'*Arvicola terrestris*

Le niveau d'urbanisation n'ayant pas d'influence sur les populations de *Microtus* sp., un modèle global intégrant l'effet de la saison et l'effet de l'ensemble des milieux étudiés a été testé. Les indices de présence de *Microtus* sp. présentent un rapport variance sur moyenne supérieur à un ($47,5 / 3,1 \gg 1$) indiquant une distribution agrégative. La comparaison des abondances moyennes des parcelles, indépendamment de la saison et du milieu, indique un effet significatif de la parcelle sur les données des prairies et pâtures et des jardins ($p(\chi^2) < 0,001$). Un modèle mixte à lien binomial négatif a donc été utilisé. La sélection des modèles mixtes par AICc, présentée au tableau 6, montre une influence de la saison et du milieu. Les coefficients du modèle présentés dans le tableau 7 indiquent une influence positive de l'hiver par rapport au printemps ($Coef.=2,03$; $IC[1,34- 2,37]$) sur les indices de présence de *Microtus* sp. Les populations de *Microtus* sp. semblent favorisées par les milieux friches ($Coef.=1,38$; $IC[0,08- 1,88]$) par rapport aux prairies alors que les jardins ($Coef.=-4,59$; $IC=[-7,21- -4,33]$), parcs ($Coef.=-2,39$; $IC=[-3,97- -1,96]$) et pâtures ($Coef.=-0,75$; $IC=[-1,81- -0,45]$) leur semblent défavorables.

Les indices de présence d'*A. terrestris* présentent un rapport variance sur moyenne largement supérieur à un ($5,87 / 3,12 \gg 1$) indiquant une distribution agrégative. Cependant, le modèle binomial négatif ne convergeant pas, un modèle quasi-Poisson a donc été utilisé. L'analyse de déviance du modèle quasi-Poisson indique un effet significatif de la parcelle sur les données des prairies et pâtures et des jardins ($p(\chi^2) < 0,001$).

Tableau 6: Comparaison des modèles expliquant les indices de présence de *Microtus* sp. et d'*Arvicola terrestris* sur la zone d'étude. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike ; ninter : nombre d'intervalles parcourus ; ♦ : modèles de quasi-Poisson. En gras : modèle sélectionné.

<i>Microtus</i> sp.	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
ninter+saison+milieu	-71,7	9	21,1	162,3	0,0	1
ninter+saison	-90,0	5	38,0	190,3	28,0	0
ninter+milieu	-101,8	7	27,1	218,1	55,8	0
ninter	-119,7	3	63,3	244,9	82,6	0
<i>A. terrestris</i> ♦	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
ninter+saison+milieu	-196,7	8	23,8	411,8	0,0	0,64
ninter	-203,7	4	47,5	413,9	2,1	0,22
ninter+saison	-197,4	2	95,0	414,9	3,1	0,14
ninter+milieu	-203,2	6	31,7	420,9	9,1	0,01

Le modèle global testé pour expliquer la présence des indices d'*A. terrestris* considère la variable nombre d'intervalles parcourus « ninter », la variable « saison », et la variable « milieu » (Tableau 6). Le modèle sélectionné par AICc indique un effet de la saison et du type de milieu. Les coefficients du modèle montrent des densités relatives plus importantes en hiver ($Coef.=0,36$; $IC=[0,22-0,52]$) et en automne ($Coef.=0,36$; $IC=[0,04-0,40]$) par rapport au printemps (Tableau 7). L'influence des milieux n'a pu être mise en évidence. Le jeu de données ne permet pas de détecter d'effet significatif du nombre d'intervalles parcourus sur le nombre d'intervalles positifs pour *A. terrestris* et *Microtus* sp.. Le nombre d'intervalles positifs ne dépend donc pas du nombre d'intervalles échantillonnés. Ceci indique que les petites parcelles sont relativement plus colonisées que les grandes parcelles.

Tableau 7: Coefficients des modèles et intervalle de confiance des coefficients des modèle expliquant ♦: modèles de Quasi-Poisson. En gras : coefficient significatif.

Milieus <i>Microtus sp.</i>	Coefficient	2,50%	97,50%
(Intercept)	-0,45	-1,89	0,24
ninter	0,01	-0,02	0,02
saison automne	-0,35	-1,07	0,06
saison hiver	2,03	1,34	2,37
milieu jardin	-4,59	-7,21	-4,33
milieu parc	-2,36	-3,97	-1,96
milieu pature	-0,75	-1,81	-0,45
milieu friche	1,38	0,08	1,88
Milieus <i>A. terrestris</i> ♦	Coefficient	2,50%	97,50%
(Intercept)	-0,89	-1,84	1,00
ninter	0,00	-0,03	0,03
saison automne	0,26	0,04	0,40
saison hiver	0,36	0,22	0,52
milieu friche	0,19	-1,73	1,72
milieu jardin	0,00	-2,82	1,75
milieu parc	0,38	-1,09	1,55
milieu prairie	0,72	-0,40	1,63

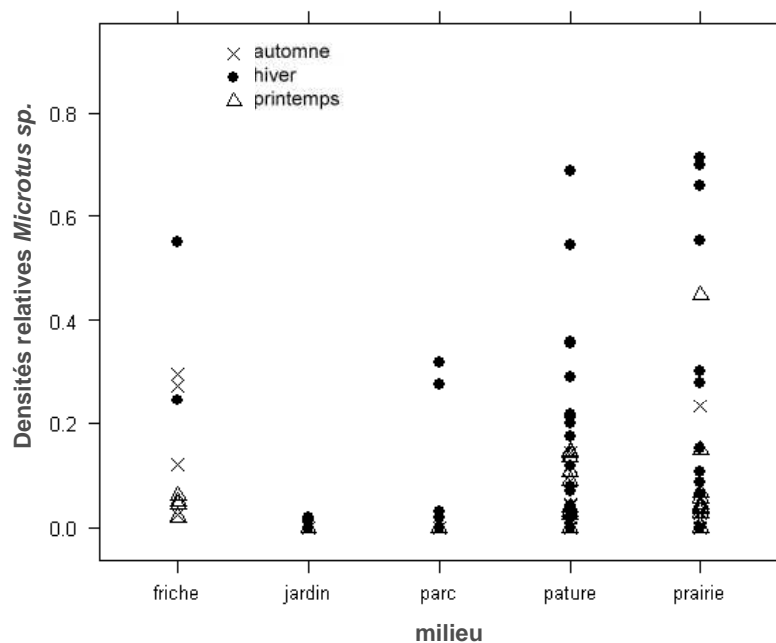
La représentation graphique des densités relatives de *Microtus sp.* en fonction du milieu et de la saison montre que *Microtus sp.* est très peu présent dans les parcs et jardins (Figure 14a). L'indice d'abondance de *Microtus sp.* dans les friches, *a contrario*, est très important en période hivernale (30%) et peut même atteindre, pour certaines parcelles, une occupation supérieure à 80%. Certaines friches urbaines présentent donc des densités relatives supérieures aux prairies rurales et aux pâtures dont l'indice d'abondance globale s'élève respectivement à 25 et 14% en période hivernale.

Les populations d'*A. terrestris* présentent leur maximum de densité en automne et hiver (Figure 14b). La comparaison de l'abondance d'*A. terrestris* observée dans les parcs et prairies en lisière de forêt à celle de l'abondance observée dans les parcs et prairies qui n'étaient pas en lisière montre des différences significatives ($\chi^2=246,65$; $p<2,210^{-16}$). Les parcelles en lisière de forêt présentent de plus fortes densités d'*A. terrestris*.

La représentation cartographique des densités observées sur la zone d'étude pour *Microtus sp.* et *A. terrestris* montre une plus large répartition du campagnol des champs (Figure 15a). Le campagnol terrestre est principalement présent dans le quart sud sud-ouest péri-urbain (Figure 15b). Cependant, aucune des deux espèces n'a pu être

observée dans le centre urbain où les milieux étudiés étaient principalement représentés par des parcs.

a)



b)

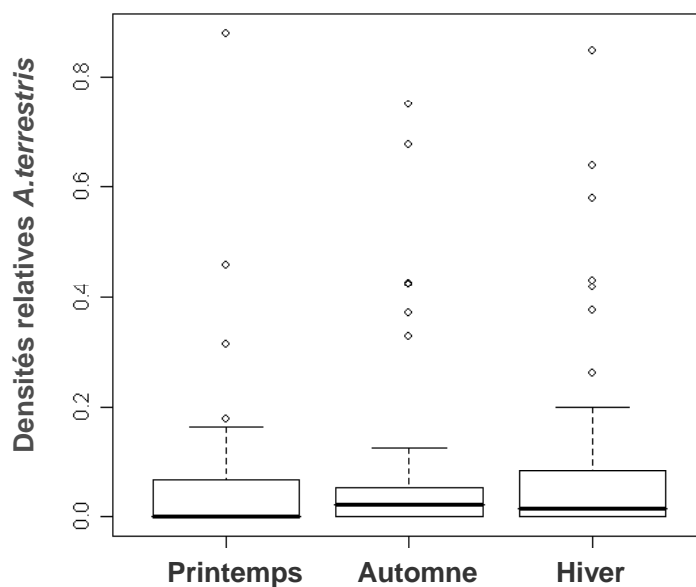
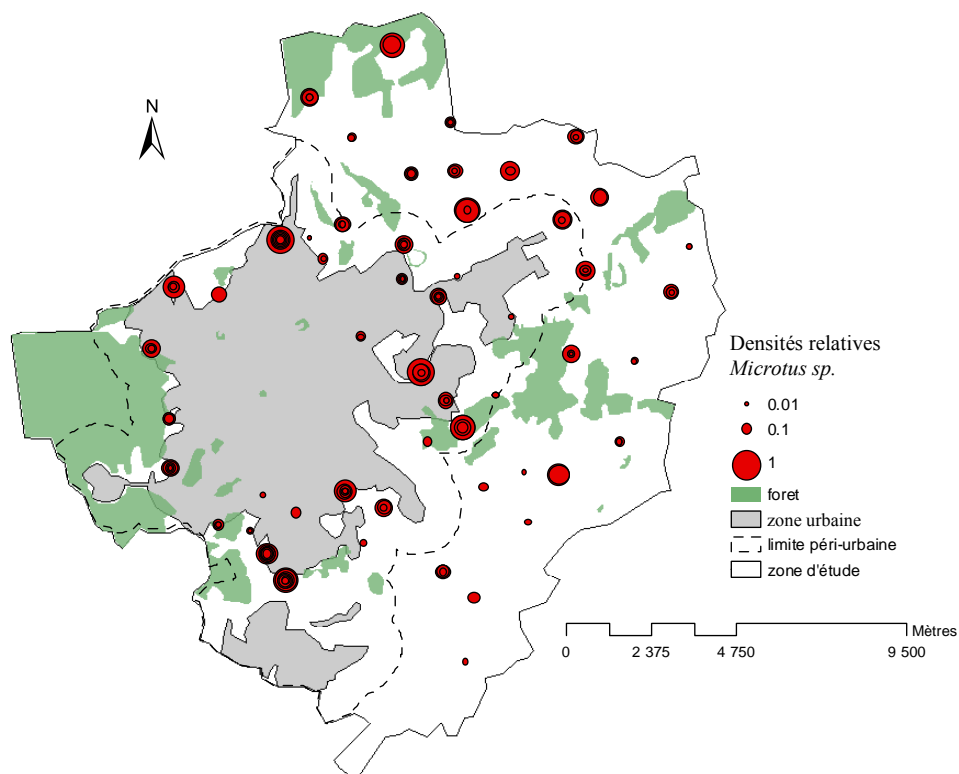


Figure 14: (a)Densités relatives de *Microtus* sp. observées dans les divers milieux selon la saison. (b)Densités relatives d'*A. terrestris* observées selon la saison.

a)



b)

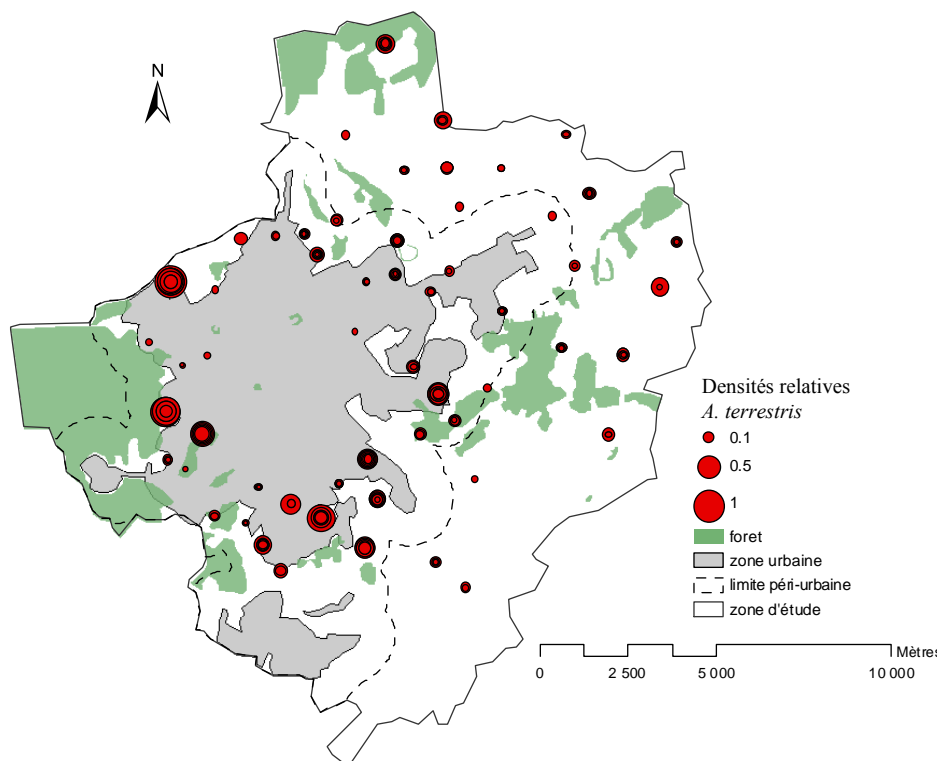


Figure 15: Répartition géographique des densités relatives de *Microtus sp.* (a) et d'*A. terrestris* (b). Un cercle correspond à une densité relative pour une saison donnée.

C.2.4. Fréquence d'occurrence des rongeurs dans les fèces

L'analyse des fréquences d'occurrence des micromammifères a porté sur 190 fèces. Soixante cinq échantillons, soit 29%, comptaient au moins une espèce de rongeur.

Les fréquences d'occurrence de 47% (22/47) en zone rurale, 36% (32/88) en zone péri-urbaine et 31% (17/55) en zone urbaine ne montrent pas de grande différence dans la consommation de l'ensemble de micromammifères selon le niveau d'urbanisation (Figure 16).

Cependant, *Microtus sp.* qui est l'espèce la plus largement consommée (16%), semble plus présente dans les fèces issues du milieu rural (26%) que dans celles issues des zones urbaine (13%) et péri-urbaine (13%) malgré un seuil à la limite de la significativité ($\chi^2 = 4,46$ $p=0,06$). En revanche, *A. terrestris* (7%), *M. glareolus* (6%) et *Apodemus sp.* (9%) sont très peu représentés. Pour ces trois groupes, aucune différence de fréquence d'occurrence n'apparaît entre les milieux urbains, péri-urbains et ruraux. En milieu rural, *Microtus sp.* est largement plus consommé qu'*A. terrestris* alors que cette différence n'apparaît pas dans les milieux péri-urbain et urbain.

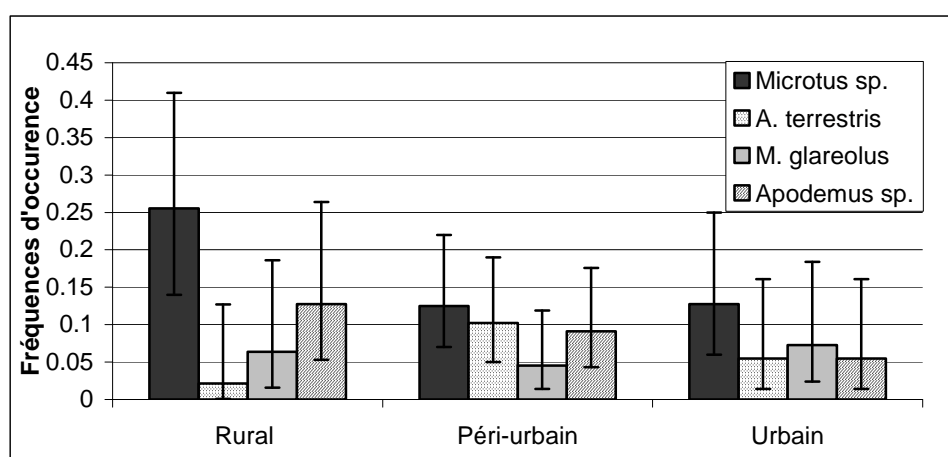


Figure 16: Fréquences d'occurrence des micromammifères dans les fèces de renards collectées dans les zones urbaine, périurbaine et rurale.

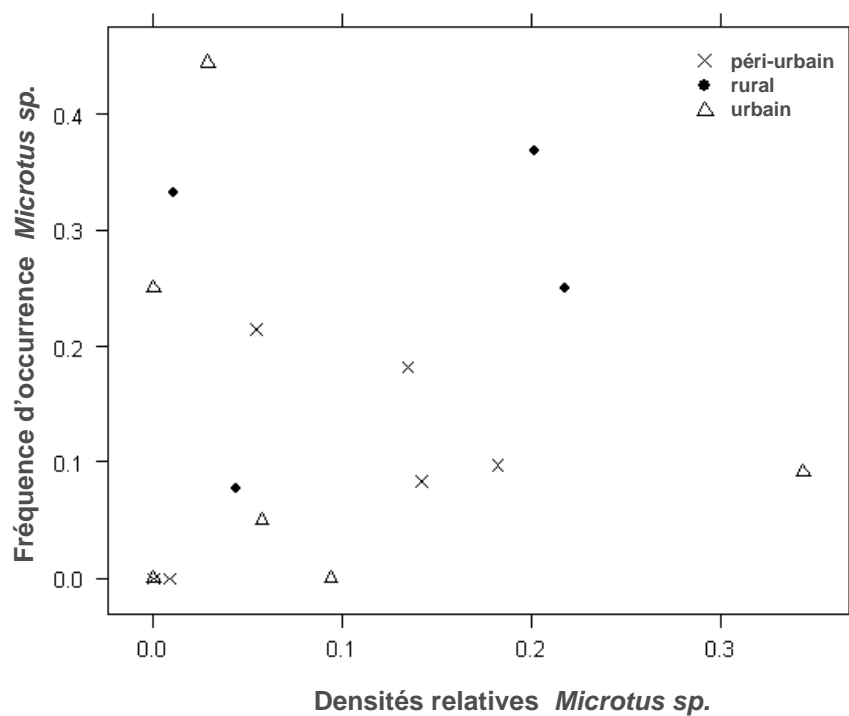


Figure 17: Densités relatives de *Microtus sp.* et fréquences relatives d'apparition du rongeur dans les fèces pour chaque niveau d'urbanisation.

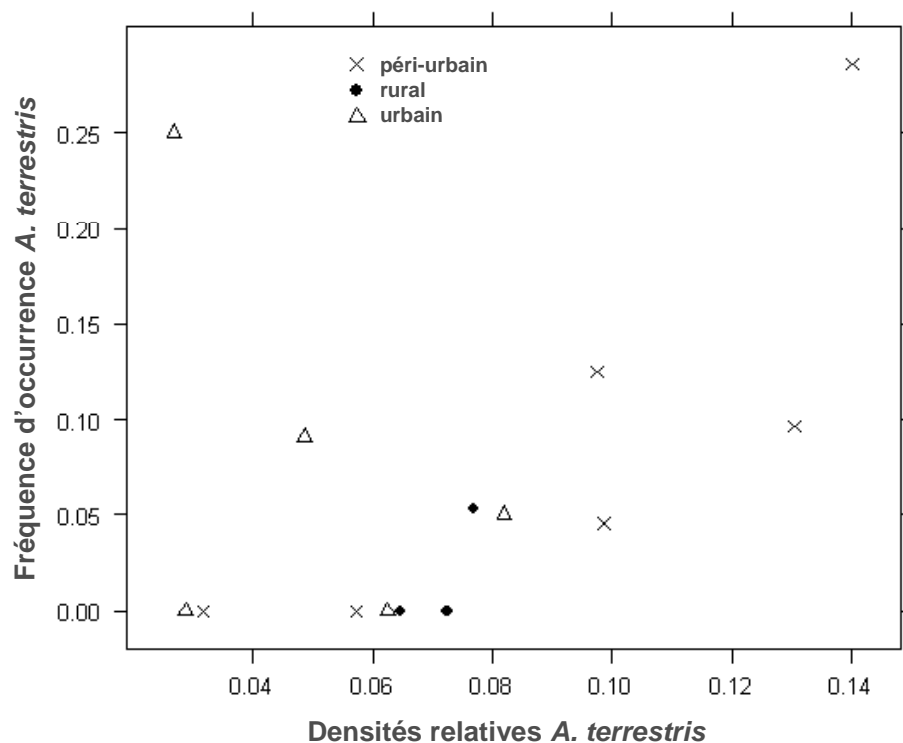


Figure 18: Densités relatives de *A. terrestris* et fréquences relatives d'apparition du rongeur dans les fèces pour chaque niveau d'urbanisation.

C.2.5. Utilisation de la ressource disponible selon le niveau d'urbanisation

La figure 17 présente les densités relatives de *Microtus* sp. observées sur le terrain en fonction de la fréquence d'apparition de cette espèce dans les fèces de renards.

Sur l'ensemble de la zone d'étude, les densités relatives de *Microtus* sp. ne montrent pas de corrélation avec les fréquences d'occurrence de cette espèce dans le régime alimentaire du renard roux ($r_s=0,272$; $p=0,30$). De la même manière, aucune corrélation avec les fréquences d'occurrence n'a pu être mise en évidence pour la zone rurale ($r_s=0$; $p=1$), la zone péri-urbaine ($r_s=0,46$; $p=0,36$) et la zone urbaine: $r_s=-0,13$; $p=0,80$).

La corrélation entre les densités relatives de *A. terrestris* et les fréquences d'occurrence sur l'ensemble de la zone d'étude n'apparaît pas significative ($r_s=0,42$; $p=0,1$) (Figure 18). A travers les divers niveaux d'urbanisation, aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre les densités relatives et fréquences d'occurrence pour la zone rurale ($r_s=0,77$; $p=0,33$) et la zone urbaine ($r_s=-0,40$; $p=0,42$). En zone péri-urbaine, la consommation de *A. terrestris* apparaît corrélée aux densités observées sur le terrain ($r_s=0.81$; $p=0.05$).

C.3. Discussion

C.3.1. Disponibilité en micromammifères dans les parcs et friches

Dickman et Doncaster (1987) ont mis en évidence que les populations d'*Apodemus sylvaticus*, de *Myodes glareolus* et de *Microtus agrestis* ne perçoivent pas directement l'influence de l'environnement urbain mais dépendent, dans un premier temps, de la structure et de la composition végétale des habitats qu'ils occupent. Cette distribution de populations en milieu urbain, conditionnée par le type d'habitat, semble également s'appliquer sur notre zone d'étude. En effet, le piégeage réalisé dans deux milieux particuliers (friches et parcs publics) a montré des densités de populations très variables. Alors que les parcs sont pratiquement exempts de *Microtus* sp., d'*Apodemus* sp. et de

M. glaerolus., les friches constituent des milieux refuges pour *Microtus sp.* et *Apodemus sp.* et présentent des densités estivales de *Microtus sp.* particulièrement importantes.

En Lorraine, le suivi des populations réalisé sur le secteur rural de Barisey-la-Côte (à 30km au Sud-Ouest de Nancy) de 1982 à 1990 a mis en évidence des cycles de densité de quatre à cinq ans pour *Microtus arvalis* avec des maxima observés en automne 1983 et en automne 1988 (Stahl 1986, Poulle 1991, Delattre et al. 1992). Les densités prairiales observées sur ce site présentaient en automne, et en phase de densité maximale une moyenne de 9,65 captures pour 100 m en 1983 et de 13 captures pour 100 m en 1988. Par comparaison, l'indice d'abondance observé dans les friches urbaines s'élève à 1,65 en automne 2005, 0,68 en automne 2006 et les densités estivales atteignent 7,23 captures pour 100 m en 2005 et 6,16 captures pour 100 m en 2006. Les densités automnales observées dans les friches sont bien moins importantes que celles observées dans les prairies lorraines en phase de densité maximale. Généralement, les densités de populations de *Microtus arvalis* suivent un cycle annuel avec un minimum au printemps et un maximum en automne. Cependant, les populations de *Microtus sp.* des friches étudiées présentent des pics de densité en été. Cette situation déjà observée par Briner et al. (2007) dans des talus et autres bandes herbeuses pourrait être expliquée par une période de reproduction principalement réalisée au printemps.

C.3.2. Influence du milieu sur les populations de *Microtus sp.*

Les densités relatives de *Microtus sp.* observées dans l'ensemble des milieux étudiés, à partir des indices parcellaires, montrent que ce n'est pas le niveau d'urbanisation mais le type de milieu qui conditionne les populations de *Microtus sp.* Alors que les densités relatives maximales sont observées en hiver dans les friches (4 fois plus que dans les prairies), l'espèce est également présente dans une moindre mesure dans les prairies et pâtures et très peu dans les parcs et allées de jardins. Ainsi, à l'échelle d'une parcelle, la disponibilité en *Microtus sp.* peut être plus importante en milieu urbain qu'en milieu rural et même atteindre les valeurs relevées dans le Doubs en période de pullulation (>80%) (Delattre et al. 1992, Delattre et al. 1996). Au niveau de perception de l'agglomération, c'est donc la disponibilité en friches qui va conditionner la ressource en *Microtus sp.* pour le renard roux urbain. Il apparaît que, devant les types de milieux étudiés, les densités de *Microtus sp.* sont négativement corrélées à l'utilisation de la

parcelle (pratiques agricoles et entretien). Ainsi les milieux les moins entretenus (friches) sont les plus exploités par cette espèce alors que les milieux les plus entretenus (parcs) lui sont défavorables. De telles observations ont également été faites dans l'étude des bordures herbeuses des autoroutes où le campagnol des champs occupait d'une manière préférentielle les zones non entretenues à végétation herbacée dense (Bourquin et Meylan 1982). Rathke et Broring (2005) ont étudié la capacité des rongeurs à recoloniser les anciens sites miniers. Ainsi, *Microtus arvalis* est la première espèce à recoloniser les terrains mis en friches. En zone urbaine, l'abandon de zones commerciales, bâties ou autres sites industriels et leur transformation en friches doivent donc être perçus comme la création de milieux favorables à la colonisation par *M. arvalis*. Ainsi le nombre et la juxtaposition des friches d'une ville par unité surfacique peuvent être envisagés comme des facteurs conditionnant la ressource disponible en *Microtus* sp. pour le renard roux.

C.3.3. Influence du niveau d'urbanisation et du milieu sur les populations d'*A. terrestris*

Dans la ville de Zürich, il a récemment été observé que l'abondance d'*Arvicola terrestris* étaient plus importante en zone péri-urbaine par rapport à la zone urbaine (Hegglin et al. 2007). Sur notre zone d'étude, aucun effet de l'urbanisation sur les densités d'*A. terrestris* n'a pu être mis en évidence. L'indice global d'abondance relevé pour *A. terrestris* dans l'agglomération nancéienne reste faible (6%) mais localement très variable. En effet, les populations d'*A. terrestris* sont très localisées et ont pu même être remarquées dans certains parcs urbains où des indices étaient présents dans plus de 50% des intervalles des parcelles. Ainsi, cette espèce ne semble pas montrer d'aversion à l'activité humaine. De par son activité principalement fouisseuse, l'entretien des espaces verts (tonte, nettoyage) pourrait ne pas déranger cette espèce.

Sur cette zone d'étude, les populations d'*A. terrestris* sont principalement localisées dans les prairies et les parcs à proximité de forêts. Les enclaves forestières apportent fraîcheur et humidité aux sols avoisinants, conditions propices au développement des populations d'*A. terrestris*. De plus, les paysages hétérogènes avec présence de forêts ont été identifiés comme essentiels au maintien des populations d'*A. terrestris* lors des phases minimales du cycle de pullulation (Duhamel et al. 2000). En effet, ces milieux sont favorables aux prédateurs généralistes qui tendent à stabiliser les populations de

campagnols. Les densités observées dans les parcs et les prairies de la zone d'étude se sont révélées très variables d'une parcelle à l'autre. L'influence des pratiques agricoles et de la végétation sur la dynamique de croissance d'*A. terrestris* a récemment été mise en évidence (Morilhat 2005). Ainsi, la dynamique de croissance des populations d'*A. terrestris* est favorisée par un régime agricole productif intensif, impliquant plusieurs fauches et une forte fertilisation. L'influence de l'entretien des parcs urbains sur les populations pourrait donc être étudiée afin d'envisager à long terme des moyens de régulation des populations d'*A. terrestris* respectueux de l'environnement. Une telle étude nécessiterait de travailler sur plusieurs villes afin d'obtenir un échantillonnage parcellaire suffisamment important et de considérer, en plus des facteurs étudiés, l'humidité des sols comme un des facteurs de régulation de cette espèce.

Ainsi, à l'échelle de la zone d'étude, les densités relatives de *Microtus* sp. et d'*A. terrestris* apparaissent hétérogènes. Le territoire Ouest de l'agglomération, principalement composé de forêts, présente une zone favorable à l'installation des populations d'*A. terrestris*. La partie Est de l'agglomération, très agricole, est principalement occupée par le genre *Microtus*. Dans la zone urbaine, ces rongeurs sont absents du centre et ponctuellement présents dans certaines parcelles urbanisées. La présence très ponctuelle de ces deux espèces en milieu urbain souligne l'hétérogénéité de la disponibilité en hôtes intermédiaires pour un renard urbain.

L'hétérogénéité spatiale de la biomasse parasitaire en milieu urbain devrait donc être plus prononcée qu'en milieu rural, avec la présence de micro-foyers parasitaires côtoyant des espaces exempts d'*E. multilocularis*.

Cependant, cette étude ciblée sur certains milieux n'est pas représentative de l'ensemble du paysage urbain. En effet, l'impossibilité d'accès à certains sites tels que les pelouses et les jardins privés reste un facteur limitant dans la mise en place de protocoles de suivi des populations de micromammifères au sein d'un territoire très urbanisé.

C.3.4. Utilisation de la ressource disponible selon le niveau d'urbanisation

L'espèce la plus consommée sur notre zone d'étude reste *Microtus* sp., plus particulièrement en zone rurale. L'étude de l'utilisation de la ressource disponible n'a pas montré de différences dans sa consommation selon le niveau d'urbanisation. Qu'il soit rare ou abondant, ce rongeur est consommé quelles que soient les densités. Hegglin

et al. (2007), à Zürich, ont également mis en évidence une part non négligeable de *Microtus sp.* dans le régime alimentaire du renard urbain alors que cette espèce était très rare sur la zone d'étude. Ces données confirment celles obtenues par Macdonald (1977) et par Artois et Stahl (1987) qui ont montré que le renard roux manifestait une préférence alimentaire pour le genre *Microtus* et plus particulièrement *Microtus arvalis* en région Lorraine. Les autres espèces identifiées dans les fèces ont des fréquences d'occurrence généralement inférieures à 10% et sont donc peu représentées. La faible consommation d'*A. terrestris* a rendu difficile la mise en évidence d'un lien entre la densité et l'utilisation de la ressource. Cependant, les premières indications montrent une corrélation entre la consommation de cette espèce et sa disponibilité au risque de 0,10. Ce lien de densité-dépendance est plus marqué en zone péri-urbaine où les densités de *A. terrestris* sont les plus importantes de la zone d'étude. Ceci met en évidence un comportement généraliste vis à vis de cette espèce. Weber et Aubry (1993) avaient mis en évidence cette corrélation en zone de forte densité d'*A. terrestris* alors que l'espèce *Microtus sp.* n'était que faiblement consommée.

Ainsi, la diminution de prévalence vulpine du milieu rural vers le milieu urbain (Partie I) est observée parallèlement à une diminution de consommation de *Microtus sp* selon ce même gradient. Le genre *Microtus* très consommé peut être considéré comme l'hôte intermédiaire principal dans la zone rurale de notre territoire d'étude. Or cette situation n'apparaît pas en zone urbaine et en zone péri-urbaine où *Microtus sp.* et *A. terrestris* sont consommés dans des proportions quasi-identiques.

D. PARTIE III : QUELLE EST L'INFLUENCE DES VARIATIONS DE REGIME ALIMENTAIRE DU RENARD ROUX SUR L'INFECTION PAR *E. MULTILOCULARIS*?

En milieu urbanisé, la moindre disponibilité en micromammifères, due aux modifications paysagères, accompagnée d'une grande disponibilité en déchets et autres nourritures issues des activités humaines conduit généralement à un régime alimentaire fortement anthropique et à une moindre consommation de rongeurs (Brosset 1975, Harris 1981b, Doncaster et al. 1990, Contesse et al. 2004). Ainsi, à l'échelle de la ville, il est supposé que les variations de consommation des hôtes intermédiaires par le renard roux sont un élément déterminant la variabilité spatiale de son taux d'infection le long du gradient d'urbanisation (Deplazes et al. 2004, Hegglin et al. 2007). Le but de ce chapitre est de mettre en évidence l'impact des variations du régime alimentaire vulpin sur la fréquence d'infection par *E. multilocularis* et ainsi de tenter d'expliquer la diminution du parasitisme le long du gradient d'urbanisation.

Quel est l'influence de l'urbanisation sur la consommation de *Microtus arvalis* et d'*Arvicola terrestris* et sur la consommation de nourriture anthropogène ?

Quel est l'influence des variations de consommation de *Microtus arvalis* et d'*Arvicola terrestris* sur les prévalences vulpines d'*Echinococcus multilocularis* et sur les charges parasitaires?

D.1. Problèmes liés au choix du matériel biologique dans l'estimation du régime alimentaire

L'analyse du régime alimentaire des carnivores peut être réalisée à partir des contenus stomacaux et/ou à partir de fèces collectées sur le terrain. Certains auteurs suggèrent que les résultats basés sur les contenus stomacaux ne sont pas comparables aux résultats basés sur l'analyse des excréments (Witt 1980, Cavallini and Volpi 1995).

En effet, la collecte des fèces, aisée et sans impact sur les populations étudiées permet la récolte d'un échantillon large tout en fournissant d'autres informations (spatiales, temporelles, etc...). Cependant, le matériel fécal ne contient que des éléments non digérés. Un régime alimentaire étudié uniquement à partir de fèces tend donc à surestimer la proportion des catégories alimentaires contenant des éléments indigestes (chitine, os, noyaux) tel que les insectes, fruits et micromammifères. Concernant la problématique des renards urbains, la part de nourriture anthropogène souvent très digeste, telle que les aliments pour animaux domestiques, ne peut être déterminée à partir des fèces. L'analyse du contenu stomacal permet une identification précise des éléments ingérés quelle que soit leur digestibilité. Il s'agit donc d'une estimation précise et sensible. Cependant, ce type d'analyse requiert la collecte d'animaux morts qui est bien moins aisée que la collecte de fèces. Il est donc souvent difficile d'obtenir une grande taille d'échantillons, principalement sur des zones restreintes tel que notre zone d'étude.

La figure 19 présente la fréquence d'occurrence de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* dans le régime alimentaire du renard roux en zones rurale, urbaine et péri-urbaine. La comparaison des résultats obtenus à partir de l'analyse de fèces (analyse de régime alimentaire du chapitre précédent) et de l'analyse de contenu stomacal (analyse de régime alimentaire; Partie III) n'indique pas de différence significative entre les deux méthodes. Cependant, on observe un léger décalage de l'estimation qui ne concerne que le secteur urbain. En effet, les rongeurs *Microtus sp.* et *A. terrestris* ont été identifiés dans 2 estomacs sur 61 contre 10 fèces sur 88.

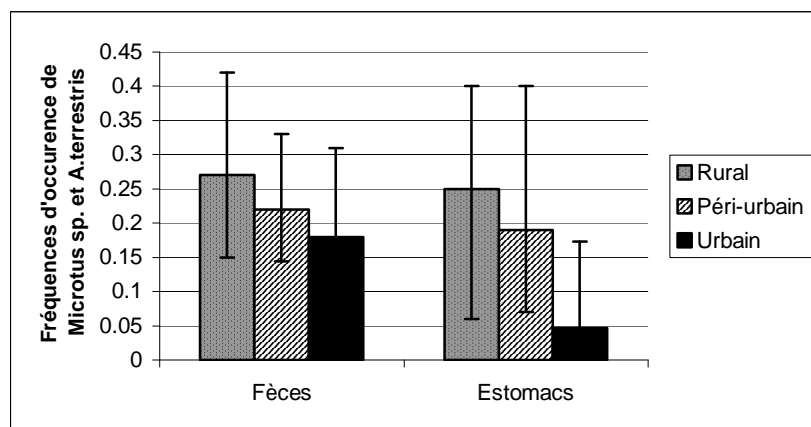


Figure 19: Comparaison des fréquences d'occurrence de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* dans le régime alimentaire du renard roux en fonction du matériel biologique utilisé (fèces (n=190) *versus* contenus stomacaux (n=116)).

Lors de l'analyse du régime alimentaire urbain à partir de fèces, il existe un risque de surestimer la proportion de fèces contenant des micromammifères et des fruits. En effet, il est possible que les fèces caractéristiques du renard, donc avec des débris alimentaires typiques (noyaux, poils, os) soient sur-échantillonnées par rapport aux fèces de renard ayant un régime alimentaire fortement anthropisé et parfois difficiles à différencier des fèces des chiens.

Dans le chapitre précédent, le matériel biologique fèces utilisé a permis de sélectionner certains sites et de comparer la fréquence d'occurrence de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* dans le régime alimentaire du renard roux aux densités de ces rongeurs observées sur le terrain.

Dans ce chapitre, nous cherchons à mettre en évidence les relations entre les variations de régime alimentaire et l'infection par *E. multilocularis*. L'analyse du régime alimentaire a donc été réalisée à partir des contenus stomacaux afin de minimiser tout biais qu'impliquerait l'utilisation du matériel biologique fèces. De plus, l'analyse sur cadavre permet d'identifier le régime alimentaire et le statut parasitaire sur le même animal.

D.2. Infection of foxes by *Echinococcus multilocularis* in urban and suburban areas of Nancy, France: influence of feeding habits and environment. E. Robardet, P. Giraudoux, C. Caillot, F. Boue, F. Cliquet, D. Augot, J. Barrat.

Les résultats présentés dans le manuscrit «Infection of foxes by *Echinococcus multilocularis* in urban and suburban areas of Nancy. France: influence of feeding habits and environment. » concernent un échantillon de cadavres de renards roux collectés entre janvier 2004 et avril 2006. L'analyse de l'infection par *E. multilocularis* de l'échantillon total (collecté entre janvier 2004 et décembre 2006) est présentée dans la partie I.

INFECTION OF FOXES BY *ECHINOCOCCUS MULTILOCULARIS* IN URBAN AND SUBURBAN AREAS OF
NANCY, FRANCE: INFLUENCE OF FEEDING HABITS AND ENVIRONMENT.

Robardet^{a,*}, P. Giraudoux^b, C. Caillot^a, F. Boue^a,
F. Cliquet^a, D. Augot^a, J. Barrat^a

^a National laboratory for Rabies and Wildlife Diseases Research, French Food Safety Agency (AFSSA), Technopôle Agricole et Vétérinaire, BP 40009, 54220 Malzéville cedex, France.

^b Department of Environmental Biology - UsC INRA-EA3184, University of Franche-Comté, Place Leclerc, 25030 Besançon cedex, France.

*Corresponding author: E-mail: e.robardet@afssa.fr. Tel.: +33 383 298 950. Fax: +33 383 298 959.

Keywords: *Echinococcus multilocularis*, *Vulpes vulpes*, urbanization, rodents, anthropogenic food

Mots-clés : *Echinococcus multilocularis*, *Vulpes vulpes*, urbanisation, rongeurs, nourriture

Running title : Urbanisation of Alveolar Echinococcosis in France

Infection of foxes by *Echinococcus multilocularis* in urban and peri-urban areas of Nancy, France: influence of feeding habits and environment

Abstract

This study evaluated the impact of biological and environmental factors on the infection of red foxes (*Vulpes vulpes*) by *Echinococcus multilocularis* in an endemic area of North-eastern France. From January 2004 to April 2006, 127 foxes were examined for *E. multilocularis* and their stomach contents analysed. The effect of year, season, age, sex and urbanisation level on *E. multilocularis* presence was estimated using a General Linear Model (GLM) with logit link, (i.e. logistic regression). Urbanisation level was the only influencing factor, with a decreasing gradient from rural [54% CI 95% (40-68)] to peri-urban [31% CI 95% (15-52)] and urban area [4% CI 95% (0.7-15)]. The consumption of *Arvicola terrestris* and *Microtus sp.*, grassland species, the main presumed intermediate hosts of *E. multilocularis*, was studied by the same approach. The two species were consumed less in the urban area and more in autumn than in spring. Anthropogenic food consumption was linked to urbanisation and to age. The frequency of anthropogenic food consumption decreased in the rural area. A global model explaining the presence of *E. multilocularis* and including urbanisation level and diet was then elaborated. Independently of urbanisation, there was a suggestion of less *E. multilocularis* infection with anthropogenic food consumption. Red foxes consuming *Microtus sp.* and *Arvicola terrestris* had

higher worm burden than those that did not. The results suggest that the decreasing gradient observed from rural to urban area is linked to behaviour and feeding habits.

Infection des renards par *Echinococcus multilocularis* dans les zones urbaines et péri-urbaines de Nancy, France : influence du régime alimentaire et de l'environnement

Résumé

Cette étude évalue l'impact des facteurs biologiques et environnementaux sur l'infection du renard roux (*Vulpes Vulpes*) par *Echinococcus multilocularis* (*E. multilocularis*) dans une région endémique du nord-est de la France. De janvier 2004 à avril 2006, 127 renards ont été examinés pour diagnostic *E. multilocularis* et une analyse du régime alimentaire a été réalisée à partir des contenus stomacaux. L'effet de l'année, de la saison, de l'âge, du sexe et du niveau d'urbanisation sur la présence d'*E. multilocularis* a été estimé en utilisant un modèle linéaire général (GLM) à lien logit, (c.-à-d. régression logistique). Le niveau d'urbanisation était le seul facteur influençant la présence du parasite avec un gradient décroissant du secteur rural [54% CI95% (40-68)] à péri-urbain [31% CI95% (15-52)] et urbain [4% CI95% (0.7-15)]. La consommation d'*Arvicola terrestris* et de *Microtus arvalis*, espèces prairiales considérées comme hôtes intermédiaires principaux, a été analysée en utilisant le même type de modèle. Les deux espèces étaient moins consommées dans le secteur urbain et davantage consommées en automne qu'au printemps. La consommation de nourriture anthropogène était liée au niveau d'urbanisation et à l'âge. La fréquence de la consommation de nourriture anthropogène diminuait dans le secteur rural. Un modèle global expliquant la présence des d'*E. multilocularis* comprenant le niveau d'urbanisation et le régime alimentaire a alors été ajusté. Indépendamment de la zone, les résultats suggèrent une diminution de l'infestation liée à la consommation de nourriture anthropogène. Les renards roux consommant les espèces *Microtus sp.* et *Arvicola terrestris* indiquait une charge parasitaire plus élevée. Ces résultats suggèrent que le gradient décroissant observé du secteur rural à urbain sont liés aux changements comportementaux et alimentaires.

Mots-clés : *Echinococcus Multilocularis*, *Vulpes Vulpes*, urbanisation, rongeurs, nourriture anthropogène.

Introduction

The colonisation of cities by red foxes was initially a British phenomenon reported in the 1940s (Harris 1977, Macdonald and Newdick 1982). Since the beginning of the 1990s, an increased fox population has been observed in France and other European countries (Artois 1997, Ruetten and Stahl 2003) leading to a colonisation of urban areas by foxes (Gloor *et al.*, 2001; Deplazes *et al.*, 2004). The changes in population dynamics were assumed to be, in part, the result of successful oral vaccination programs against rabies (Chautan *et al.* 2000, Gloor *et al.* 2001). Therefore, more red foxes are observed in urban areas and villages and the proximity of wild fauna to human populations may be a public health risk, particularly with regard to alveolar echinococcosis.

This is a lethal helminthosis of the northern hemisphere, due to infection of the liver by the larval stages of *Echinococcus multilocularis* (Schantz *et al.* 1995). Transmission to human occurs through the accidental ingestion of eggs excreted by the final host. From 1982 to 2000, 42% of the registered European human cases were diagnosed in France (Kern *et al.* 2003). Although rare, this disease is a real public health concern due to high pathogenicity, late diagnosis and stringent treatment (Eckert and Deplazes 2004). The parasite life cycle involves red foxes as definitive hosts and several small mammals as intermediate hosts. In Europe *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*, two grassland species, are considered the main intermediate hosts (Giraudoux *et al.* 2002). Domestic carnivores, such as dogs and cats, are potential hosts. Even though cats behaviour could favour their infection, among rodents predation, their physiology presents a lower susceptibility to infection and eggs excretion (Kapel *et al.* 2006). Contribution of domestic carnivores to human exposure in Europe is still unclear and their proximity to man may pose a major zoonotic risk (Petavy *et al.* 2000, Romig *et al.* 2006b). In Europe, the red fox is the main source of environmental contamination (Deplazes and Eckert 2001). Recent studies have shown the presence of *E. multilocularis* in red fox in various cities: Copenhagen (Kapel and Saeed 2000), Geneva (Fischer *et al.* 2005), Prague (Martinek *et al.* 2000), Stuttgart (Romig *et al.* 1999a), Zürich (Hofer *et al.* 2000) in Europe, Sapporo (Tsukada *et al.* 2000) and Otaru (Yimam *et al.* 2002a) in Japan. The prevalence among urban foxes was lower than among suburban or rural foxes. However it occurs a considerable infection risk to human due to the high fox population in cities (Romig *et al.* 2006a). Definitive host contamination is due to eating rodents, and epidemiological studies have shown the impact of their availability on rural red fox infection (Delattre *et al.* 1988, Giraudoux *et al.* 2002, Raoul *et al.* 2003) and more recently in urban red fox infection (Hegglin *et al.* 2007). Diet analysis of urban red foxes has revealed changes in feeding habits, compared to the more traditional biotopes, with a larger consumption of anthropogenic food (Doncaster *et al.* 1990, Baker *et al.* 2000, Contesse *et al.* 2004). Deplazes *et al.* (2004) point out that these changes may affect the life cycle of *E. multilocularis* in urban foxes.

The aim of this study was to investigate the effect of environmental and dietary factors on the infection of urban and suburban red foxes in eastern France. The results will be discussed in the light of earlier studies in other countries.

Material and methods

Study site

The study site was the conurbation of Nancy, in the Lorraine region of north-east France, an endemic area for *E. multilocularis* (Aubert et al. 1987). The study area (230 km²) was divided into urban, peri-urban and rural zones (62, 75 and 93 km², respectively) (Fig.1). The urban zone, with 255,632 inhabitants (INSEE census, 1999), comprised the urban center and its suburbs. The urban zone was a built-up area including some recreational areas like parks, family gardens and small fields. The peri-urban zone was defined as a 1 km large buffer zone around the urban unit. The peri-urban landscape comprised a mix of recreational areas and agricultural areas, with pastures, fields, meadows and woodland. The rural zone was principally farmland.

Fox sampling

From January 2004 to April 2006, data from 127 red foxes were collected. Samples were taken from foxes caught by authorised trappers, foxes freshly killed on the road, or shot during hunting season, except in urban area where this is prohibited. It was assumed that the cause of the death did not influence the parasitic status of the animal. The geographical location, year, season of the death, sex and age were recorded for each animal. Age was evaluated by counting annual cementum layers in transversal sections of the lower canines (Artois and Salmon 1981).

Parasitological examination

After safe collection, intestines were deep-frozen at –80°C during 10 days for decontamination and stored at –30°C. They were analysed according to the reference technique of sedimentation and counting (SCT) (Eckert et al. 2001a) with modifications. The whole intestine was incised longitudinally and cut into 4 pieces. All pieces were transferred into a 1 litre plastic jar with water. After shaking for a few seconds, pieces were extracted one after the other and intestinal mucous was scraped twice between fingers. After 30 minutes, the sediment was washed with water through a 1 mm sieve. After one hour, the sediment was re-suspended and a few ml were examined under stereoscopic microscope (50x magnification) on a rectangular plastic dish with a counting grid. When *E. multilocularis* were not seen, all the sediment was examined. Where worms were detected, the total burden was estimated from the count of 20% of the re-suspended sediment. *E. multilocularis* identification was based on morphology (Dorchies et al. 2002).

Stomachs analysis

Stomachs were collected at necropsy and stored at –30°C. Their contents were removed and washed through a 0.5 mm sieve. The presence of *Arvicola terrestris*, *Microtus* sp. and

anthropogenic food was recorded. Rodents were identified by their teeth according to the method of (Chaline et al. 1974). When rodent teeth were not found, identification of prey species was assessed by examining 10 µm cross sections of hairs, according to the methods of (Day 1966) and (Debrot et al. 1982). Anthropogenic food was presumed from the presence of pet food, plastic, metallic or paper packaging, and scavenged human food.

Statistical analysis

Logistic regression was used to analyse the association of urbanisation level, year, season, age class or sex with the probability of infection by *E. multilocularis*. Models were built considering urbanisation level as the most promising independent variable followed by the season, the age class, the sex and possible interactions. Similar analyses were carried out on the impact of urbanisation level, year, season, age class or sex on the consumption of *Microtus sp.* and *Arvicola terrestris* and anthropogenic food. Consumption was expressed as the proportion of stomachs containing the index food item among all stomachs, including the empty ones. Furthermore, logistic models combining the effects of environmental factor and dietary changes on fox infection were elaborated. Models were compared using the information theoretic approach as outlined by (Burnham and Anderson 2002) corrected for small sample sizes (AICc) and presented according to the method of (Anderson et al. 2001). The model considered the most appropriate for the data set was the model with lowest AICc value. When two AICc values differed by less than 2 we selected the most parsimonious model, i.e., with less parameters. Odds ratios (OR) were computed from the model parameters. Confidence intervals (CI) of predictive values were generated via bootstrapping of 1000 replicates (Davison and Hinkley 1997). The ability of the selected models to fit the data was assessed with the Pearson goodness-of-fit test. The discriminatory performance for final logistic equation was tested with a Receiver Operating Characteristic (ROC) approach. The area under the ROC curve (AUC) defined by the false positive rates and true positive rates was used as a measure of accuracy. The nearer to one the more accurately the model describes the data (Fielding and Bell, 1997). The distribution of worm burden among zones and among food items, being far from normal, with few extremely high values, comparisons were performed using a Kruskal-Wallis test. Analyses were performed using R 2.4.1 (R Development Core Team 2004).

Results

One hundred and twenty seven foxes were collected, including 49 from urban area (39%), 26 from peri-urban area (20%) and 52 from rural area (41%). Fifty-six were collected in winter, 36 in spring, 18 in summer and 17 in autumn. The sex ratio of 1.27 revealed higher proportion of males. The age range was divided into 4 classes: [0-1 year]: 53 foxes, [1-2 years]: 22 foxes, [2-3 years]: 22 foxes, and more than 3 years: 21 foxes. The age of 9 specimens could not be determined since their jaws were crushed.

E. multilocularis infection

Thirty-eight foxes (30%) were infected. Two of forty-nine urban foxes were positive. They were juvenile males found close to the peri-urban zone (Fig.1). The distribution of the 8 positive cases in peri-urban area revealed that 6 were collected close to the urban area, with 3 in the same place. Table 1 shows that second-order Akaike index criterion (AICc) values were lower in the model with only a zone effect. The model failed to detect any effect of year, season, age and sex. The prevalence in urban foxes was lower than in rural foxes (OR= 0.04; CI= 0.01-0.14) with a small difference between peri-urban and rural foxes (OR= 0.38 CI= 0.14-1.01). Prevalence in rural (54%, CI 40-68 %), in peri-urban (31%, CI 15-52%) and in urban area (4%, CI 0,7-15%) shows a decreasing gradient of infection from rural to urban area (Fig.2). Pearson goodness-of-fit test ($p= 0,41$) and AUC of 0,78 indicated a good fit for the model.

E. multilocularis burden

The infection intensity ranged from 2 to 135,565 adult worms, with a total of 163,070 (Table 2). A Kruskal-Wallis test failed to detect differences in worm burden between zones ($p = 0,169$). The total biomass of worms in the urban area (84 adult worms) represented 0.05% of the total biomass in the study area, while rural red foxes harboured 13% and peri-urban foxes 87% of the total biomass. Thirty seven per cent of the infected foxes harboured less than 100 worms and 26% more than 1000, with the highest score of 135,565 in one juvenile peri-urban fox representing 83% of the total worm biomass.

Arvicola terrestris and *Microtus sp.* consumption

Thirty three stomachs were empty (35%) and 94 had contents. Eighteen per cent (CI 11-28%) of non-empty stomachs contained *Arvicola terrestris* and/or *Microtus sp.*, i.e. 13% (CI 8-21%) of all stomachs. Comparison of models revealed that AICc (Table 3) were lower in the model including zone and seasonal effects (Pearson goodness-of-fit test: $p= 0,67$, AUC= 0,75). The predictions of the selected model are presented in Fig.3. Consumption frequency was lower in the urban area than in the rural area (OR= 0.08; CI= 0.01-0.44) whereas no clear influence of peri-urban areas was observed (OR= 0.80; CI= 0.20-2.79). A seasonal variation revealed a higher consumption in autumn than in spring (OR= 13.12; CI= 2.16-115.27). This phenomenon was observed mainly for rural and peri-urban foxes (Fig.3). No clear difference was observed between winter and spring (OR= 2.60; CI= 0.59-18.28). The large confidence interval seen in summer (OR= 7.93; CI= 0.72-97.44) does not allow an estimate of seasonal influence.

Anthropogenic food consumption

Anthropogenic food consumption was seen in 22% (CI 15-32%) of the stomach with contents, i.e. 13% (CI 11-24%) of all stomachs. AICc (Table 3) were lower in the model including zone and age (Pearson goodness-of-fit test: $p= 0,79$, AUC= 0,80). Compared to the rural area data, frequency of anthropogenic food consumption increased in peri-urban (OR= 8.92; CI= 1.72-69.77) and more significantly in urban areas (OR= 12.67; CI= 2.94-90.80). Predictive values

and confidence intervals revealed no differences between peri-urban and urban areas for each age class (Fig.4). For [2-3[years old foxes no consumption of anthropogenic food was found.

Impact of diet on *E. multilocularis* infection

The smallest AICc were observed for the model including the effect of zone and anthropogenic consumption. However, the small observed differences between AICc values (< 2) did not allow discrimination between “zone+anthro” and “zone” and “zone+anthro+mat” (Table 4). Retaining the most parsimonious model, prevalence was mainly explained by the zone (Pearson goodness-of-fit test: $p = 0,41$, $AUC = 0,78$). Foxes from the urban area had the lowest prevalence ($OR = 0.04$ $CI = 0.007-0.17$) with independent of urbanisation a likely decrease of infection prevalence of foxes with anthropogenic food consumption ($OR = 0.17$ $CI = 0.009-1$) compare to foxes without. Among infected foxes, a difference in worm burden was detected between those animals having eaten *Arvicola terrestris* and/or *Microtus sp* and those that did not; Kruskal-Wallis test ($p = 0,018$).

Discussion

Gradient of infection and urbanisation level

This study records the presence of the parasite in the urban area of a French city with a decreasing gradient from rural to urban area. The same trend was observed in Switzerland (Zürich (Hofer et al. 2000, Hegglin et al. 2007) and Geneva (Fischer et al. 2005)). The first report of an urban cycle for *Echinococcus multilocularis* concerned the city of Zürich. Diagnosis in red foxes in this city revealed a high prevalence of *E. multilocularis* between 16.5% in the urban area, 39.5% in adjacent areas and 62.9% in peri-urban area (Hegglin et al. 2007). In the present study, the gradient of infection reached 4% in the urban area, 31% in the peri-urban area and 54% in the rural area. This may indicate a higher disturbance of transmission dynamics in the urban area of Nancy compared to peri-urban and rural areas. The analysis of the effect of urbanisation level, year, season, age class and sex have shown that urbanisation only explained fox infection. Other studies have revealed a seasonal prevalence in an urban area with higher rate in winter for young males (Hofer et al. 2000) and more pronounced variation along the urbanisation gradient in juveniles foxes than in adult foxes (Hegglin et al. 2007). In our study urban positive cases were juveniles males. Though the real origin of those juveniles could not be established, this finding may be due to the dispersion of juveniles from the peri-urban area. It reveals that more attention must be deployed on the sex and age of foxes for the understanding of the urban dynamics transmission.

Dietary changes in red foxes

The studies in rural areas showed that, for each stage of the parasite and on various scales (individual, population, biotope, etc.), several environmental and behavioural variables influenced distribution and parasite dynamics (Giraudoux et al. 2003a, Deplazes et al. 2004,

Miterpakova et al. 2006). In Europe, at the regional level, it has been shown that transmission to the definitive host requires focal rodent species like *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris* (Delattre et al. 1988). Hegglin et al. (2007) have observed that urbanisation lead to a decrease of vole species consumption by foxes and to a decrease of *E. multilocularis* prevalence in this definitive host. Same trend was observed in Nancy. The present study provides evidence of fewer *Arvicola terrestris* and *Microtus sp.* in the urban fox diet than in the peri-urban. No clear difference was observed between peri-urban and rural consumption of the intermediate hosts. This may be due to the decreased availability of voles because of a higher urbanisation, and/ or to changes in the foxes' feeding habits. (Raoul et al. 1999, Giraudoux et al. 2001, Pleydell et al. 2004) have emphasised the impact of grassland on transmission dynamics, and Stieger *et al.* (Stieger et al. 2002) have found evidence of infected *Arvicola terrestris* in the lawns of urban parks within the city of Zürich. A comparison of the features of green areas and parks in different cities may prove an interesting way to understand how urban planning may impact transmission. In our study, there was less anthropogenic food consumption in the rural zone than in the peri-urban zone. Such findings are consistent with those from other European cities (Doncaster et al. 1990, Baker et al. 2000, Contesse et al. 2004). However, Contesse *et al.* (2004) described a zone-related variation of the anthropogenic food category, with a higher consumption in the urban area than in the peri-urban area. In our study, no clear zone-related distinction in anthropogenic food consumption was observed between the peri-urban and urban areas. Our results also indicated that, for each urbanisation level, anthropogenic food consumption affected negatively the proportion of infected foxes, and worm burdens were heavier where foxes ate *Arvicola terrestris* and *Microtus sp.*. An understanding of the dynamics of *E. multilocularis* infection at the interface of an endemic area and a low infection zone might be useful for proposing new strategies to control the parasite.

Infection pressure in urban and recreational area.

Our findings, and those of earlier studies, suggest that more attention should be paid to peri-urban red foxes. These animals have feeding habits closer to those of rural foxes. In our study, the peri-urban prevalence of *E. multilocularis* (30%) was close to the rural prevalence (40%). Moreover, one peri-urban juvenile fox harboured 83% of the total worm biomass sampled. The peri-urban area of the city of Nancy has many recreational areas and private gardens. Therefore, fewer peri-urban red foxes could contaminate this highly used environment. Furthermore, the parasite population seemed to be highly aggregated spatially, which could lead to micro-foci of infection, hard to detect, rather than to a uniform distribution of infective material. In Europe, infected people are mainly farmers, dog owners, people in contact with foxes (Kern et al. 2004), and people living in areas of high vole density (Viel et al. 1999). Since the year 2000, the incidence of human cases in Switzerland has increased. This emerging epidemic situation is in accordance with the increase of red fox population and the urbanisation of *E. multilocularis* cycle that occurred 10-15 years earlier and corresponds to the time delay of clinical manifestation in humans (Schweiger et al. 2007). In regards to the increased risk of

infection for man, control programs have already been carried out. Treatment with praziquantel baits has been initiated in Zürich (Hegglin et al. 2003a) and in progress in Sapporo (Nonaka et al. 2005) and we suggest that the study of environmental contamination on a detailed field scale may be helpful for such planning control measures.

Acknowledgments

We are grateful to J.M. Demerson for help on age determination of red foxes. We thank trappers, hunters and engineering departments of the Nancy Conurbation and all those involved in sample collection. This project was financed by the French Food Security Agency (AFSSA).

References

- Anderson, D.R., Link, W.A., Johnson, D.H., Burnham, K.P., 2001, Suggestions for presenting the results of data analyses. *Journal of Wildlife Management* 65, 373-378.
- Artois, M., Langlais M., Suppo C., 1997, Simulation of rabies control within an increasing fox population. *Ecological Modelling* 97, 23-34.
- Artois, M., Salmon, D., 1981, Détermination expérimentale du sexe et de l'âge chez le renard roux (*Vulpes vulpes*): Validité et reproductibilité des techniques choisies. *Mammalia* 45, 375-378.
- Aubert, M., Jacquier, P., Artois, M., Barrat, M.J., Basile, A.M., 1987, Le portage d'*Echinococcus multilocularis* par le renard (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. Conséquences sur la contamination humaine. *Recherche Medicale Veterinaire* 163(10), 839-843.
- Baker, P.J., Funk, S.M., Harris, S., White, P.C.L., 2000, Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour* 59, 127-146.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002, *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edn. Edition. Springer-Verlag, New York.
- Chaline, J., Baudvin, H., Jammot, D., Saint Girons, M.C., 1974, Les proies des rapaces- petits mammifères et leur environnement, Doin Edition Paris, 141 p.
- Chautan, M., Pontier, D., Artois, M., 2000, Role of rabies in recent demographic changes in Red fox (*Vulpes vulpes*) population in Europe. *Mammalia* 64, 391-410.
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F., Deplazes, P., 2004, The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology - Zeitschrift fur Saugetierkunde* 69, 81-95.
- Davison, A.C., Hinkley, D.V. 1997. *Bootstrap Methods and Their Application*. (Cambridge University Press).
- Day, M.G., 1966, Identification of hair and feather remains in the guts and faeces of stoats and weasels. *J. Zool.* 148, 201-217.
- Debrot, S., Fivas, G., Mermoud, C., Weber, J.M., 1982, *Atlas des poils de mammifères d'Europe*, Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel Edition Neuchâtel, 208 p.
- Delattre, P., Pascal, M., M.H., L., Giraudoux, P., Damange, J.P., 1988, Caractéristiques écologiques et épidémiologiques de l'*Echinococcus multilocularis* au cours d'un cycle complet des populations d'un hôte intermédiaire (*Microtus arvalis*). *Canadian Journal of Zoology* 66, 2740-2750.
- Deplazes, P., Eckert, J., 2001, Veterinary aspects of alveolar echinococcosis--a zoonosis of public health significance. *Veterinary Parasitology* 98, 65-87.
- Deplazes, P., Hegglin, D., Gloor, S., Romig, T., 2004, Wilderness in the city: the urbanization of *Echinococcus multilocularis*. *Trends in Parasitology* 20, 77-84.
- Doncaster, C.P., Dickman C.R., D.W., M., 1990, Feeding ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England. *Journal of Mammalogy* 71 (2), 188-194.
- Dorchies, P., Kilani, M., Magnaval, J.F., 2002, *Echinococcus granulosus* et *Echinococcus multilocularis*. Les animaux et l'homme exposés aux mêmes dangers. *Bulletin de la société Vétérinaire Pratique de France* 86(2), 74-90.

- Eckert, J., Deplazes, P., 2004, Biological, epidemiological, and clinical aspects of echinococcosis, a zoonosis of increasing concern. *Clinical Microbiology Review* 17, 107-135.
- Eckert, J., Deplazes, P., Craig, P.S., Gemmel, M.A., Gottstein, B., Heath, D., Jenkins, D.J., Kamiya, M., Lightowlers, M., 2001, Echinococcosis in animals : clinical aspects, diagnosis and treatment, In: Eckert, J.G., M.A. Meslin, F.X.; Pawlowski, Z.S. (Ed.) WHO/OIE manual on Echinococcosis in humans and animals : a public health problem of global concern. pp. 72-99.
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997, A review of methods for the presence/absence models. *Environmental Conservation* 24, 38-49.
- Fischer, C., Reperant, L.A., Weber, J.M., Hegglin, D., Deplazes, P., 2005, Echinococcus multilocularis infections of rural, residential and urban foxes (*Vulpes vulpes*) in the canton of Geneva, Switzerland. *Parasite* 12, 339-346.
- Giraudoux, P., Craig, P.S., Delattre, P., Bao, G., Bartholomot, B., Harraga, S., Quere, J.P., Raoul, F., Wang, Y., Shi, D., Vuitton, D.A., 2003, Interactions between landscape changes and host communities can regulate *Echinococcus multilocularis* transmission. *Parasitology* 127 Suppl, S121-131.
- Giraudoux, P., Delattre, P., Takahashi, K., Raoul, F., Quere, J.P., Craig, P.S., al., e., 2002, Transmission ecology of *Echinococcus multilocularis* in wildlife : what can be learned from comparative studies and multi-scale approaches ?, In: Craig, P. (Ed.) Echinococcoses : a global problem of emerging disease. NATO Sciences series, London, pp. 251-266.
- Giraudoux, P., Raoul, F., Bardonnnet, K., Vuillaume, P., Tourneux, F., Cliquet, F., Delattre, P., Vuitton, D.A., 2001, Alveolar echinococcosis: characteristics of a possible emergence and new perspectives in epidemiosurveillance. *Medecine et Maladies Infectieuses* 31, 247-256.
- Gloor, S., Bontadina F., Hegglin D., Deplazes P., U., B., 2001, The rise of urban fox populations in Switzerland. *Mamm. biol.* 66, 155-164.
- Harris, S., 1977, Distribution, habitat utilization and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal Review* 7, 25-39.
- Hegglin, D., Bontadina, F., Contesse, P., Gloor, S., Deplazes, P., 2007, Plasticity of predation behaviour as a putative driving force for parasite life-cycle dynamics: the case of urban foxes and *Echinococcus multilocularis* tapeworm. *Functional Ecology* 21, 552-560.
- Hegglin, D., Ward, P.I., Deplazes, P., 2003, Anthelmintic baiting of foxes against urban contamination with *Echinococcus multilocularis*. *Emerg Infect Dis* 9, 1266-1272.
- Hofer, S., Gloor, S., Muller, U., Mathis, A., Hegglin, D., Deplazes, P., 2000, High prevalence of *Echinococcus multilocularis* in urban red foxes (*Vulpes vulpes*) and voles (*Arvicola terrestris*) in the city of Zurich, Switzerland. *Parasitology* 120 (Pt 2), 135-142.
- Kapel, C.M.O., Saeed, I., 2000, *Echinococcus multilocularis* - en ny zoonotisk parasit I Denmark. *Dansk Veterinaer* 83, 14-16.
- Kapel, C.M.O., Torgerson, P.R., Thompson, R.C.A., Deplazes, P., 2006, Reproductive potential of *Echinococcus multilocularis* in experimentally infected foxes, dogs, raccoon dogs and cats. *International Journal for Parasitology* 36, 79-86.
- Kern, P., Ammon, A., Kron, M., Sinn, G., Sander, S., Petersen, L.R., Gaus, W., Kern, P., 2004, Risk factors for alveolar echinococcosis in humans. *Emerging Infectious Diseases* 12.
- Kern, P., Bardonnnet, K., Renner, E., Auer, H., Pawlowski, Z., Ammann, R.W., Vuitton, D.A., 2003, European echinococcosis registry: human alveolar echinococcosis, Europe, 1982-2000. *Emerging Infectious Diseases* 9, 343-349.
- Macdonald, D.W., Newdick, M.T., 1982, The distribution and ecology of foxes, *Vulpes vulpes*, in urban areas. *Urban ecology*.
- Martinek, K., Kolárová, L., Cervený, J., 2000, Echinococcus multilocularis in carnivores from the Klatovy district of the Czech Republic. *Public Health Nutr.* 75(1), 61-66.
- Miterpakova, M., Dubinsky, P., Reiterova, K., Stanko, M., 2006, Climate and environmental factors influencing *Echinococcus multilocularis* occurrence in the Slovak Republic. *Ann Agric Environ Med* 13, 235-242.
- Nonaka, N., Kamiya, M., Oku, Y., 2005, Towards the control of *Echinococcus multilocularis* in the definitive host in Japan. *Parasitol Int.*
- Petavy, A.F., Tenora, F., Deblock, S., Sergeant, V., 2000, *Echinococcus multilocularis* in domestic cats in France. A potential risk factor for alveolar hydatid disease contamination in humans. *Veterinary Parasitology* 87, 151-156.

- Pleydell, D.R.J., Raoul, F., Tourneux, F., Danson, F.M., Graham, A.J., Craig, P.S., Giraudoux, P., 2004, Modelling the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infection in foxes. *Acta Tropica* 91, 253-265.
- R Development Core Team 2004. R: A language and environment for statistical computing, Computing, R.F.f.S., ed. (Vienna, Austria).
- Raoul, F., Depierre, V., Scheifler, R., Mass, R., Petavy, A.F., Vuitton, D., Giraudoux, P., 1999, Landscape effect on *Echinococcus multilocularis* winter prevalence in foxes in the Jura massif, France. *Helminthologia* 36 Suppl., 48.
- Raoul, F., Michelat, D., Ordinaire, M., Decote, Y., Aubert, M., Delattre, P., Deplazes, P., Giraudoux, P., 2003, *Echinococcus multilocularis*: secondary poisoning of fox population during a vole outbreak reduces environmental contamination in a high endemicity area. *International Journal for Parasitology* 33, 945-954.
- Romig, T., Bilger, B., Dinkel, A., Merli, M., Mackenstedt, U., 1999, *Echinococcus multilocularis* in animal hosts : new data from western Europe. *Helminthologia* 36(3), 185-191.
- Romig, T., Dinkel, A., Mackenstedt, U., 2006a, The present situation of echinococcosis in Europe. *Parasitology International*
- Taeniasis/cysticercosis and echinococcosis with focus on Asia and the Pacific 55, S187-S191.
- Romig, T., Thoma, D., Weible, A.K., 2006b, *Echinococcus multilocularis*: a zoonosis of anthropogenic environments? *J Helminth.* 80, 207-212.
- Ruette, S., Stahl, P., 2003, Comparaison entre les comptages nocturnes de renards réalisés en dix ans d'intervalles dans neuf régions françaises. *Faune sauvage* 258, 47-49.
- Schantz, P., Chai, J., Craig, P.S., Eckert, J., Jenkins, D.J., Macpherson, C.N.L., 1995, Epidemiology and control of hydatid disease., In: Thompson, R.C.A., Lymbery, A.J. (Eds.) *Echinococcus and hydatid disease*. CAB International, Wallingford_Oxon, pp. 233-331.
- Schweiger, A., Ammann, R.W., Candinas, D., Clavien, P.-A., Eckert, J., Gottstein, B., Halkic, N., Muellhaupt, B., Prinz, B.M., Reichen, J., Tarr, P.E., Torgerson, P.R., Deplazes, P., 2007, Human alveolar echinococcosis after fox population increase, Switzerland. *Emerging Infectious Diseases* 13, 878-882.
- Stieger, C., Hegglin, D., Schwarzenbach, G., Mathis, A., Deplazes, P., 2002, Spatial and temporal aspects of urban transmission of *Echinococcus multilocularis*. *Parasitology* 124, 631-640.
- Tsukada, H., Morishima, Y., Nonaka, N., Oku, Y., Kamiya, M., 2000, Preliminary study of the role of red foxes in *Echinococcus multilocularis* transmission in the urban area of Sapporo, Japan. *Parasitology* 120 (Pt 4), 423-428.
- Viel, J.F., Giraudoux, P., Abrial, V., Bresson-Hadni, S., 1999, Water vole (*Arvicola terrestris* scherman) density as risk factor for human alveolar echinococcosis. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 61, 559-565.
- Yimam, A.E., Nonaka, N., Oku, Y., Kamiya, M., 2002, Prevalence and intensity of *Echinococcus multilocularis* in red foxes (*Vulpes vulpes schrencki*) and raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides albus*) in Otaru City, Hokkaido, Japan. *Jpn J Vet Res* 49, 287-296.

Figures and tables

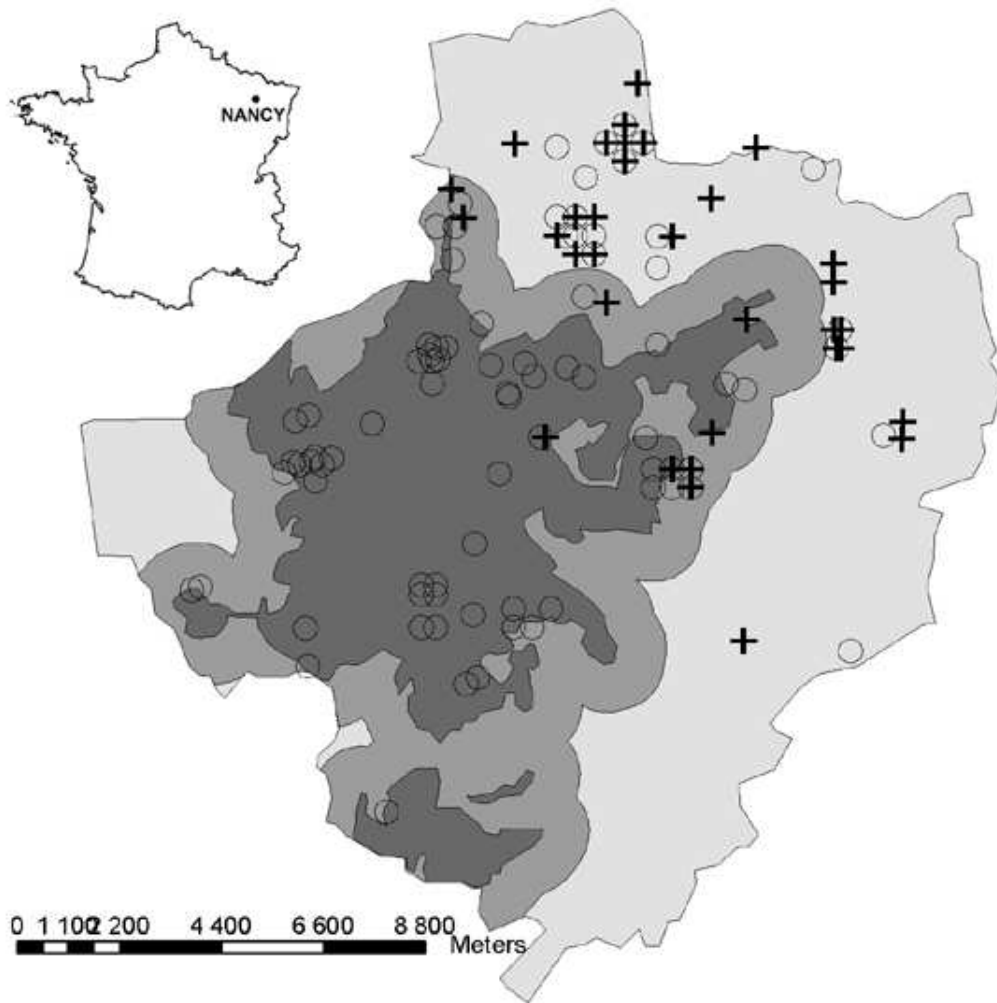


Fig.1: Location of the Nancy conurbation and the urban (dark gray), peri-urban (gray), rural (light gray) areas, with points of origin of foxes analysed for *Echinococcus multilocularis*. Location of positive cases: cross; location of negative cases: circle.

Table 1: Model selection to explain *E. multilocularis* infection with environmental and biological factors as descriptive variables. LL= maximised log-likelihood; K= number of estimated parameters; n/K= number of observations/K; AICc= second-order Akaike index criterion; Δ_i = difference between AICc and minimum AICc; w_i = Akaike weights.

model	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
zone	-60.3	3	42.3	126.8	0.0	0.94
zone+season	-59.8	6	21.2	132.3	5.5	0.06
zone+season+age	-59.0	10	12.7	139.9	13.1	0
zone+season+age+sex	-56.6	13	9.8	142.4	15.6	0
zone+season+age+sex+year	-56.3	15	8.5	147.0	20.2	0
null model	-77.5	1	127.0	157.0	30.2	0

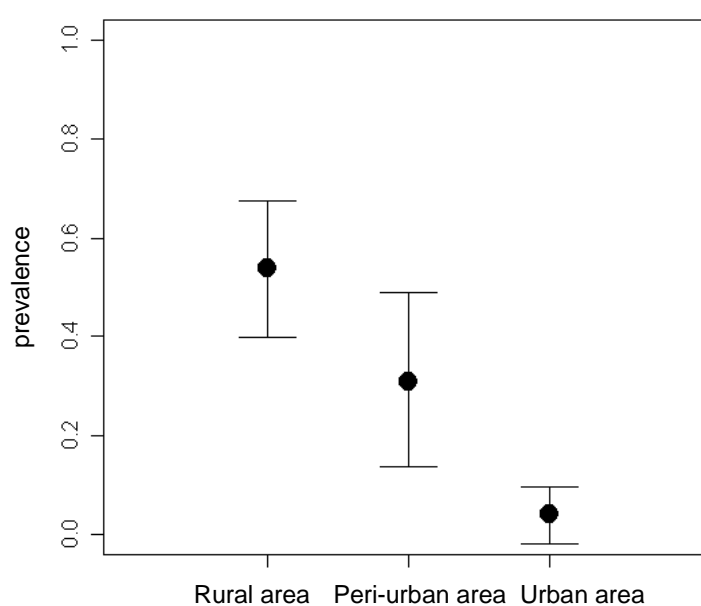


Fig.2: Prevalence of *Echinococcus multilocularis* in red foxes according to urbanisation level. Lines represent 95% confidence intervals.

Table 2: Distribution of *E. multilocularis* worm burden in red foxes along the gradient of urbanisation.

	<i>No. of analysed foxes</i>	<i>No. of infected foxes</i>	<i>E.m biomass (%)</i>	<i>Median</i>	<i>Minimum</i>	<i>Maximum</i>	<i>Total worm burden</i>
Rural area	52	28	13	190	2	7220	21,100
Peri-urban area	26	8	87	840	6	135,565	141,886
Urban area	49	2	0.05	42	4	80	84
Total	127	38	100	190	2	135,565	163,070

Table 3: a) Model selection to explain *Microtus sp.* and *Arvicola terrestris* consumption by red foxes.

b) Model selection to explain anthropogenic food consumption by red foxes.

LL= maximised log-likelihood; K= number of estimated parameters; n/K= number of observations/K; AICc= second-order Akaike index criterion; Δ_i = difference between AICc and minimum AICc; w_i = Akaike weights.

a) <i>Microtus sp.</i> and <i>Arvicola terrestris</i> consumption						
model	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
zone+ season	-42.2	6	21.2	97.1	0.0	0.7
zone	-46.5	3	42.3	99.3	2.2	0.23
null model	-50	1	127	102	4.9	0.06
zone+ season+ age	-41.7	10	12.7	105.3	8.2	0.01
zone +season+ age+ sex	-41.3	13	9.8	111.8	14.7	0
zone+ season+ age+ sex +year	-40.8	15	8.5	115.8	18.7	0

b) Anthropogenic food consumption						
model	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
zone+ age	-44.8	7	18.1	104.5	0.0	0.78
zone	-50.9	3	42.3	107.9	3.4	0.14
zone+ age+ season	-43.6	10	12.7	109.1	4.6	0.08
zone+ age+ season+ sex	-43.0	13	9.8	115.3	10.8	0
null model	-57.0	1	127.0	115.9	11.4	0
zone+ age+ season+ sex+ year	-42.7	15	8.5	119.7	15.2	0

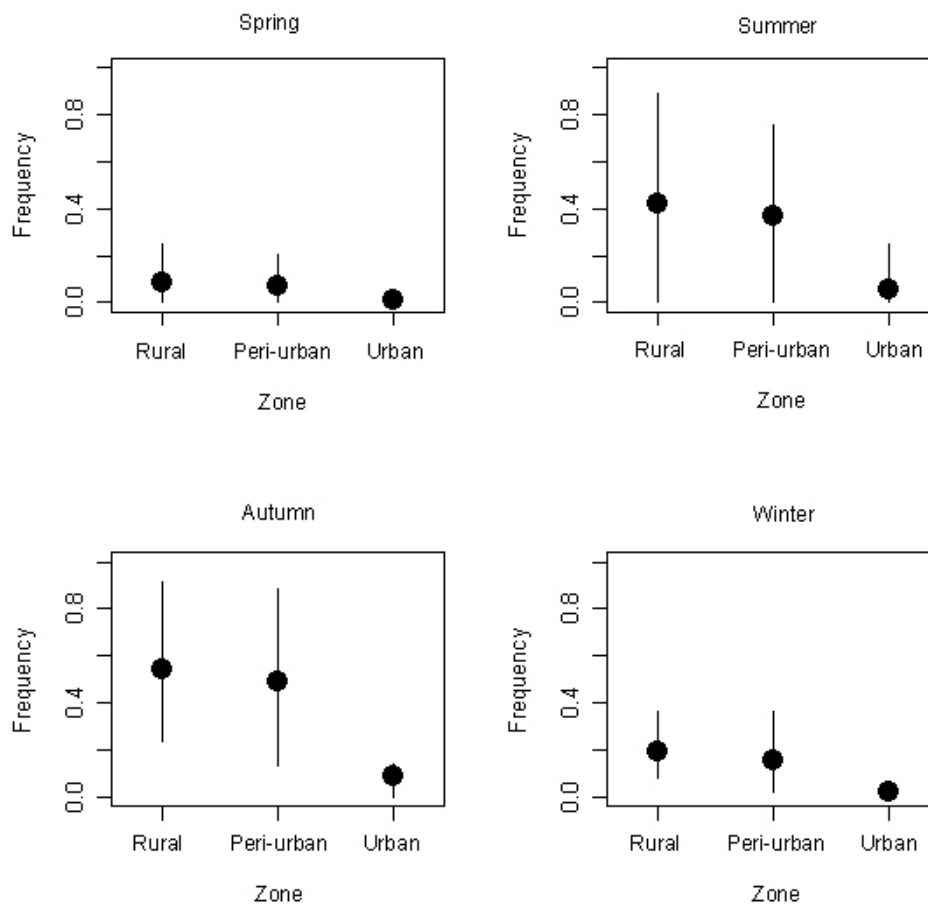


Fig. 3: Occurrence frequency and 95% confidence interval of *Arvicola terrestris* and/or *Microtus* sp. in fox stomachs from rural, peri-urban and urban areas during consecutive seasons.

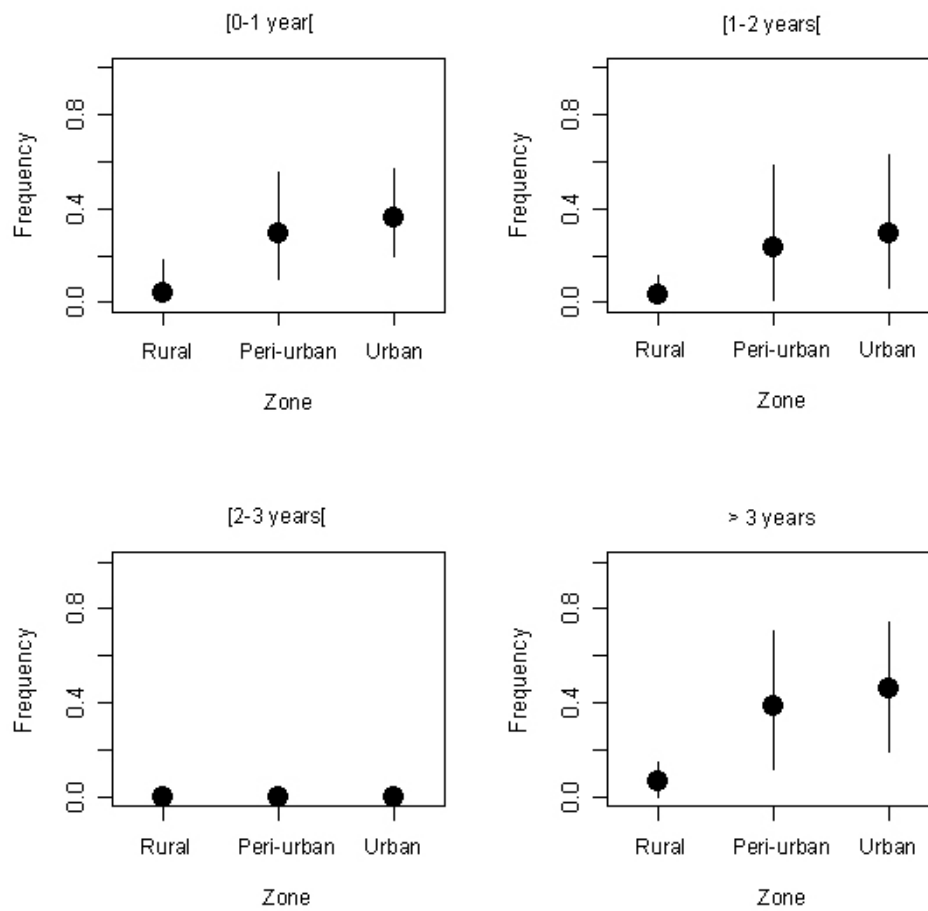


Fig. 4: Occurrence frequency and 95% confidence interval of anthropogenic food in fox stomachs from rural, peri-urban and urban area along consecutive age classes.

Table 4: Model selection to explain *E. multilocularis* infection.

anthro= anthropogenic food consumption, mat= *Microtus sp.* and *Arvicola terrestris* consumption; LL= maximised log-likelihood; K= number of estimated parameters; n/K= number of observations/K; AICc= second-order Akaike index criterion; Δ_i = difference between AICc and minimum AICc; w_i = Akaike weights.

model	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
zone+ anthro	-58.4	4	31.8	125.1	0.0	0.50
zone	-60.3	3	42.3	126.8	1.7	0.21
zone+ anthro+ mat	-58.2	5	25.4	126.9	1.8	0.20
zone+ mat	-60.1	4	31.8	128.6	3.5	0.09
anthro	-72.6	2	63.5	149.3	24.2	0.00
mat	-76.2	2	63.5	156.5	31.4	0.00

E. PARTIE IV : DISTRIBUTION DES FECES LE LONG DU GRADIENT D'URBANISATION ET INFLUENCE DE QUELQUES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES SUR LE STATUT INFECTIEUX DES FECES

L'infection des hôtes intermédiaires et des hôtes définitifs par *E. multilocularis* est spatialement très hétérogène. Les prévalences chez les hôtes intermédiaires, à niveau de perception régionale, généralement faibles, se situent autour de 0,1%. Cependant, à niveau de perception locale, des micro foyers d'infection ont été observés avec des prévalences de 10% en milieu rural (Delattre et al. 1988, Delattre et al. 1990b, Giraudoux et al. 2002) et pouvant atteindre 39% en milieu urbain pour les Arvicolidae (Gottstein et al. 1996, Hofer et al. 2000). L'infection des hôtes définitifs est également très agrégée. La transmission du parasite par le renard roux est probablement réalisée par un ou quelques individus avec une très forte charge parasitaire représentant parfois jusqu'à 80% de la biomasse parasitaire d'une population vulpine (cf Partie I; (Hofer et al. 2000)). En milieu urbain, la distribution inégale des densités d'hôtes intermédiaires (cf Partie II), les densités importantes d'hôtes définitifs ayant des territoires plus petits qu'en zone rurale (Deplazes et al. 2004), pourraient être à l'origine d'une grande hétérogénéité dans la répartition spatiale de l'infection.

A échelle locale, les micro-foyers d'infection sont favorisés par de fortes densités de fèces, des œufs protégés de la dessiccation et de fortes densités d'hôtes intermédiaires (Giraudoux et al. 2002). Le but de ce chapitre est donc de d'examiner la relation entre la distribution des fèces et celle des rongeurs le long du gradient d'urbanisation, afin de mettre en évidence la capacité de circulation du parasite entre le milieu extérieur et les hôtes intermédiaires *Microtus sp.* et *A. terrestris*.

Les prévalences fécales estimées à partir de tests ELISA ont montré une distincte augmentation de l'infection du milieu urbain au milieu péri-urbain (Stieger et al. 2002). Cependant, les caractéristiques environnementales des zones urbanisées où des fèces contaminées ont été trouvées ne sont pas documentées. Le second but de ce chapitre est donc de clarifier l'influence de variables environnementales, telles que le type de milieu, la saison et le niveau d'urbanisation, sur le niveau d'infection des « populations fécales ». Ce chapitre cherchera également à mettre en évidence s'il existe un lien entre

les populations de *Microtus sp.* et d'*Arvicola terrestris* et le niveau d'infection des fèces afin d'estimer si le risque d'exposition au parasite de ces deux populations est analogue. Nous répondrons ainsi aux questions suivantes :

Les densités de fèces varient-elles le long du gradient d'urbanisation ?

Quelle est l'influence du milieu, de la saison et des densités d'hôtes intermédiaires sur les densités de fèces ?

Les densités optiques mesurées lors de la détection de coproantigènes par ELISA à partir des fèces sont-elles liées au niveau d'urbanisation ?

*Quelle est l'influence du milieu, de la saison et des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* sur les densités optiques mesurées?*

E.1. Matériel et Méthodes

E.1.1. Parcelles d'étude

Les sites d'étude sont les 68 parcelles dans lesquelles le mode d'exploitation de la ressource disponible a été estimé (cf. Partie II). Elles ont été sélectionnées en fonction du niveau d'urbanisation (urbain, péri-urbain, rural) et du type de milieu (prairie, pâture, friche, allées de jardins, parcs). Tous les milieux ne sont pas représentés pour chaque niveau d'urbanisation. Ils sont distribués de la manière suivante :

- Prairies et pâtures en zone rurale.
- Prairies, pâtures et jardins en zone péri-urbaine.
- Friches, jardins et parcs en zone urbaine.

E.1.2. Estimation des densités relatives de *Microtus sp.* et d'*Arvicola terrestris* et collecte de fèces

L'estimation des densités relatives de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* ainsi que la collecte des fèces de renards roux ont été réalisées lors du parcours des transects parcellaires par la méthode indiciaire (cf. Partie II). Les parcelles des friches, parcs et jardins ont été rééchantillonnées chaque saison en 2005 et 2006, soit huit fois et celles des prairies et pâtures à chaque saison en 2006, soit quatre fois. Les densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* sont exprimées par le rapport du nombre d'intervalles de 10 m présentant des indices de présence du rongeur sur le nombre d'intervalles parcourus dans la parcelle. Les parcelles et les fèces collectées ont été géoréférencées à l'aide d'un GPS.

E.1.3. Coprotest ELISA (Enzyme-Linked Immunoborbent Assay)

E.1.3.1. Principe du test

Les coprotests ELISA sont généralement utilisés à titre de diagnostic individuel pour la recherche de coproantigènes d'*Echinococcus sp.* sécrétés par le parasite pendant la phase intestinale du cycle chez l'hôte définitif. Un échantillon de fèces est utilisé afin d'attribuer un statut parasité ou non à l'animal. La phase solide du test est sensibilisée avec des anticorps polyclonaux anti-Echinococcus qui vont fixer les antigènes présents dans l'échantillon à tester. L'antigène capté est alors détecté à l'aide d'un second anticorps polyclonal anti-Echinococcus couplé à la peroxydase qui, par oxydation d'un substrat chromogène, provoquera en présence de H₂O₂ une coloration plus ou moins intense selon la quantité d'antigènes capturés par les anticorps. La densité optique mesurée pour l'échantillon est comparée à une valeur de Densité Optique (DO) seuil afin de définir le statut parasitaire de l'animal.

E.1.3.2. Réalisation du test

La préparation des surnageants de fèces pour coprotests ELISA a été réalisée au LERRPAS de Nancy. Après décontamination des fèces à -80°C pendant une semaine et stockage à -30°C, les fèces ont été décongelées à température ambiante. Un gramme de chaque échantillon de fèces a été mis en suspension avec 3 ml de solution de dilution du

CHEKIT-Echinotest (Kit commercial du Dr. Bommeli AG. version 2005). Après avoir été vigoureusement agitées, les préparations ont été centrifugées à 3000g durant 10 minutes et le surnageant prélevé a été stocké jusqu'à analyse à -30°C . Par la suite, les coprotests EM-ELISA (Deplazes et al. 1999) ont été réalisés par l'équipe du Pr. Deplazes à l'Institut de Parasitologie de l'Université de Zürich, en Suisse.

Les valeurs de DO sont lues à 405 nm. La valeur seuil qui sépare les positifs des négatifs (cut-off) est déterminée à partir du calcul de la moyenne des DO d'un nombre variable de témoins négatifs à laquelle est ajouté 2 fois la valeur de l'écart-type. Cette technique mathématique repose sur une hypothèse de normalité qui devrait être vérifiée pour chaque analyse. Ce qui est rarement réalisé. Les valeurs seuils sont donc arbitraires et non standardisées. Les témoins négatifs proviennent d'animaux sauvages exempts d'*E. multilocularis* mais pouvant héberger d'autres helminthes intestinaux. Le témoin négatif n'est donc pas standardisé et non homogène. Les scores de sensibilité et de spécificité des tests sont évalués à partir d'échantillons de référence issus de cadavres dont l'autopsie a permis un comptage exact du nombre d'échinocoques présents.

Dans le cadre d'une étude éco-épidémiologique, Raoul et al. (2001) ont mis en évidence l'intérêt des densités optiques pour estimer les niveaux d'infection d'une population. Si cette méthode n'élimine pas le problème posé par l'existence de réactions croisées, elle permet d'échapper à l'arbitraire de la définition d'un seuil de positivité, sous l'hypothèse que l'intensité de contamination de la population statistique fécale est d'autant plus élevée que sa DO mesurée par sa moyenne ou sa médiane est élevée.

E.1.3.3. Calcul de la densité optique

Sur chaque plaque, deux témoins négatif et positif sont inclus en duplicat pour mesurer le bruit de fond et l'intensité du signal de réaction témoin.

Le test EM-ELISA inclut en plus une réaction de contrôle pour chaque échantillon. Chaque fèces est donc testée sur 2 puits. Un des deux puits a été sensibilisé avec des IgG de lapin avant immunisation contre *E. multilocularis* (réaction contrôle négatif) et le deuxième puits est sensibilisé avec des IgG de lapin immunisé contre *E. multilocularis* (réaction spécifique). La valeur DO "spécifique" de chaque échantillon correspond à la valeur de DO spécifique de laquelle on soustrait la valeur de la DO de contrôle.

Si la valeur de DO de contrôle d'un échantillon est supérieure à la moitié de la valeur de DO spécifique de cet échantillon, l'échantillon est considéré inexploitable.

Afin de permettre des comparaisons entre plaques, il est nécessaire que la variabilité inter plaques, due à des facteurs externe, tels que la température ou la différence entre lots de plaques, soit compensée. Ainsi, une des plaques choisie au hasard a été utilisée comme plaque de référence. Un couple de témoins négatifs et positifs, choisi comme témoins de référence, a été utilisé sur toutes les plaques afin d'ajuster les DO de l'échantillon selon la formule suivante (Besnard J.C. et Morin J.F. 1997 dans Raoul, 2001):

$$DO = \left[\frac{T_{neg.ref} - T_{pos.ref}}{T_{neg.X} - T_{pos.X}} \right] \times DO_{ech} + \left(T_{neg.ref} - \left(\left[\frac{T_{neg.ref} - T_{pos.ref}}{T_{neg.X} - T_{pos.X}} \right] \times T_{neg.X} \right) \right)$$

où :

$T_{neg.ref}$ = DO témoins négatif de la plaque de référence

$T_{pos.ref}$ = DO témoins positif de la plaque de référence

$T_{neg.X}$ = DO témoin négatif sur plaque X

$T_{pos.X}$ = DO témoin positif sur plaque X

DO_{ech} = DO fèces sur plaque = DO spécifique – DO contrôle

E.1.4. Analyses statistiques

E.1.4.1. Analyse des densités de fèces

Les fèces étant distribuées de façon agrégée, le lien utilisé pour les modèles est supposé suivre une fonction binomiale négative. Cette hypothèse a été vérifiée en comparant la variance des données à leur moyenne : lorsque le rapport est largement supérieure à un, il indique qu'une distribution binomiale négative est plus appropriée qu'une distribution de Poisson. Les mêmes parcelles étant ré-échantillonnées chaque saison (mesures répétées), une comparaison des abondances moyennes de fèces dans les parcelles au cours du temps a été effectuée. Dans le cas où une différence significative apparaissait nous avons considéré que la mesure répétée au cours du temps pouvait conduire à une pseudoréplication. Nous avons donc considéré la variable parcelle comme une variable aléatoire dans un modèle généralisé à effet mixte (GLMM). Chaque modèle utilisé intégrait en plus des variables « environnementales » et comme première variable

explicative le nombre d'intervalles parcourus « ninter », afin de prendre en compte l'effort d'échantillonnage dans chaque parcelle. Il n'existe actuellement aucune méthode totalement satisfaisante d'un point de vue strictement mathématique permettant la comparaison des GLMMs (Antonio et Beirlant 2007) car l'optimisation des paramètres est fondée sur une méthode pénalisée de quasi-vraisemblance. La sélection des modèles a été réalisée ici par comparaison des critères d'Akaike pour petits échantillons (AICc) (Burnham et Anderson 2002). Les intervalles de confiance des paramètres ont été calculés par bootstrap ($p=1000$). La qualité de l'ajustement a été examinée par observation graphique de la variabilité et de la normalité des résidus.

E.1.4.1.1 Influence de l'urbanisation sur les densités de fèces

Pour analyser l'influence de l'urbanisation sur les densités de fèces, la variable « saison » et la variable « milieu » ont été ajoutées à la variable « ninter » du modèle. Ceci dans le but de tenir compte de la variabilité saisonnière due à la dynamique de population et de la possible variabilité due à l'utilisation préférentielle de certains habitats par le renard roux.

L'effet du gradient péri-urbain/rural « zone_a » a été analysé sur les milieux prairies et pâtures en intégrant les effets « saison » et « milieu ». L'effet du gradient urbain/péri-urbain « zone_b » a été analysé sur les allées de jardins en intégrant les effets « saison » et « année », les jardins ayant été échantillonnés pendant deux années consécutives.

*E.2.4.1.1 Influence de la saison, du milieu, des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* sur les densités de fèces*

Lorsqu'aucun effet de l'urbanisation n'a été mis en évidence sur les densités de fèces, un modèle global a été ajusté à partir des données de 2006, seule année où l'ensemble des milieux ont été échantillonnés. Ce modèle intégrait comme variables explicatives l'ensemble des milieux étudiés « milieu », les saisons « saison », et le nombre d'indices positifs en *Microtus sp.* « mapos » et en *A. terrestris* « atpos ».

E.1.4.2. Analyse des densités optiques

Les mêmes parcelles étant ré-échantillonnées chaque saison (mesures répétées), une comparaison des DO moyennes des fèces dans les parcelles, au cours du temps, a été effectuée. Dans le cas où une différence significative apparaissait nous avons considéré que la mesure répétée au cours du temps pouvait conduire à une pseudoréplication et avons donc utilisé un modèle généralisé à effet mixte (GLMM) (Pinheiro et Bates 2000). Afin de suivre une loi normale, les densités optiques ont été transformées par fonction logarithmique. Les modèles ont été sélectionnés à partir du critère d'Akaike pour petits échantillons (AICc) (Burnham et Anderson 2002).

E.1.4.2.1 Influence de l'urbanisation sur les densités optiques de fèces

L'effet du gradient péri-urbain rural « zone_a » sur les densités optiques des fèces collectées dans les prairies et pâtures, a été analysé en intégrant l'effet de la saison « saison » et du type de milieu « milieu ». L'effet du gradient péri-urbain/urbain « zone_b » sur les densités optiques des fèces collectées dans les jardins a été analysé en intégrant l'effet de la saison « saison » et de l'année de collecte « année ».

*E.2.4.2.1 Influence de la saison, du milieu, des densités de *Microtus* sp. et d'*A. terrestris* sur les densités optiques de fèces*

Afin de mettre en évidence l'influence du milieu, de la saison et des densités de *Microtus* sp. et d'*A. terrestris* sur les densités optiques des fèces, des modèles ont été ajustés à partir des données de 2006 (seule année où l'ensemble des milieux a été échantillonné). Les modèles testés étaient donc composés des variables saison « saison », milieu « milieu », densité de *Microtus* sp. « maindex » et densité d'*A. terrestris* « atindex ». Lorsqu'un effet du niveau d'urbanisation a été mis en évidence précédemment, la variable « zone » a également été testée. Tout les types de milieux n'étant pas représentés dans chaque niveau d'urbanisation, la variable milieu était supprimée lorsque la variable zone était testée.

E.3.4.2.1 Analyse spatiale

Les valeurs des logarithmes de densités optiques ont également été analysées afin de vérifier la présence d'une structure spatiale particulière. Le modèle linéaire a été sélectionné par AICc à partir d'un modèle saturé correspondant aux coordonnées x et y et leurs interactions possibles ($\ln(\log(Dox)) \sim x*y*I(x^2)*I(y^2)$). Les courbes de tendance, représentant les prévalences prédites, sont issues du modèle sélectionné par AICc. L'absence d'autocorrelation des résidus a été vérifiée à partir des coefficients I de Moran.

Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R 2.4.1 (R Development Core Team, 2006). Les packages utilisés sont pgirmess 1.3.1, lme4 0.9975-10 pour les GLMMs, nlme 3.1-78 pour les modèles linéaires mixtes et spdep 0.3-25, geoR 1.6-11 pour les analyses spatiales.

E.2. Résultats

E.2.1. Densités de fèces

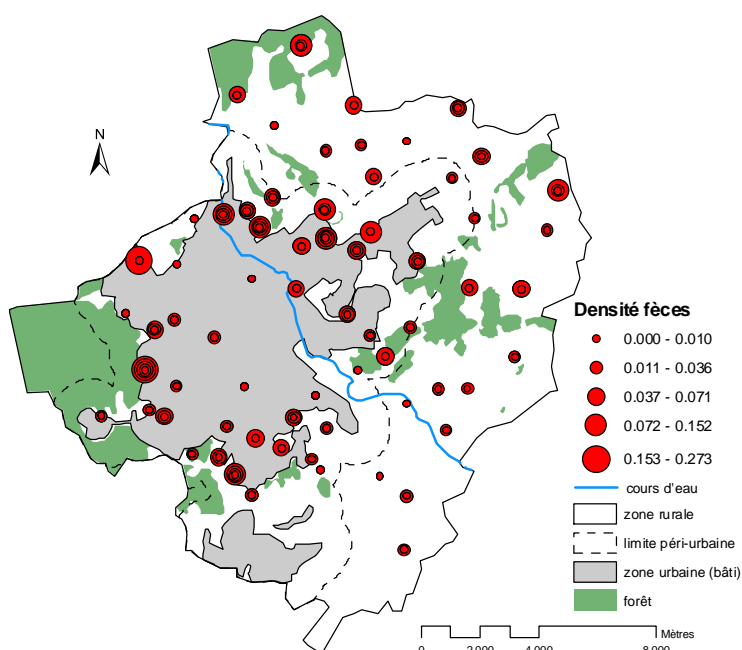


Figure 20: Distribution géographique des densités de fèces (n fèces par intervalles de 10 mètres). Un cercle correspond à une densité parcellaire de fèces à une saison donnée.

Le parcours des transects parcellaires a permis la collecte de 248 fèces pour un total de 19194 intervalles de 10 m parcourus. Les indices kilométriques d'abondance des fèces s'échelonnent de 0,77 au printemps jusqu'à 1,94 en hiver (Figure 20 et Tableau 8). Lors des deux années de collecte, les indices kilométriques de fèces ont respectivement été de 1,25 en 2005 et 1,32 en 2006 (en 2005 la zone rurale n'a pas été échantillonnée). Les parcs (IKA fèces= 0,48) présentent les plus petits indices kilométriques de fèces alors que le maximum est atteint dans les friches (IKA fèces= 1,98). Quatre vingt une fèces ont été récoltées en milieu urbain, 119 en milieu péri-urbain et 48 en milieu rural, représentant respectivement des indices kilométriques d'abondance de 1,24; 1,42 et 1,11.

Tableau 8: Distribution des fèces et des indices positifs en *Microtus sp.* et en *A. terrestris* en fonction des variables environnementales étudiées. ninter : nombre d'intervalles parcourus; IKA fèces : indices kilométriques d'abondance de fèces ; mapos/100inter : nombre d'intervalles positifs en *Microtus sp.* pour 100 intervalles parcourus; atpos/100inter : nombre d'intervalles positifs en *A. terrestris* pour 100 intervalles parcourus.

Variables environnementales		ninter	Nombre de fèces collectées	IKA fèces	mapos	atpos
Zone	Rural	4314	48	1,11	8,00	4,36
	Péri-urbain	8355	119	1,42	6,06	7,97
	Urbain	6525	81	1,24	4,44	6,50
Saison	Hiver	4643	90	1,94	12,77	8,21
	Printemps	4662	36	0,77	2,51	7,01
	Été	4238	58	1,37	0,78	3,66
	Automne	5651	64	1,13	7,04	7,34
Milieu	Friche	1367	27	1,98	17,41	3,66
	Jardin	4482	85	1,90	0,71	2,61
	Parc	2898	14	0,48	1,24	11,39
	Pâturage	7095	59	0,83	6,23	4,34
	Prairie	3352	63	1,88	11,72	14,11
Année	2005	8243	103	1,25	6,39	7,19
	2006	10951	145	1,32	5,61	6,26
	Total	19194	248	1,30	5,60	6,70

E.2.1.1. Influence de l'urbanisation sur les densités de fèces

Le rapport variance sur moyenne du nombre de fèces récoltées dans les prairies/ pâtures et dans les jardins, largement supérieur à un (Prairies et pâtures : $1,71 / 0,56 \gg 1$; jardins : $3,61/1,81 \gg 1$) indique une distribution agrégative. Un modèle binomial négatif a donc été utilisé. La comparaison des abondances moyennes des parcelles, indépendamment de la saison, du milieu et de la zone, indique un effet significatif de la parcelle sur les données des prairies et pâtures et des jardins ($p(\chi^2) < 0,001$). Un modèle mixte a donc été utilisé.

La comparaison des AICc des GLMMs, intégrant l'effet de la saison et du type de milieu, n'a pas permis de mettre en évidence une influence des niveaux d'urbanisation péri-urbain et rural sur les densités de fèces des prairies et pâtures (Tableau 9a). Les densités de fèces des prairies et pâtures semblent expliquées par la saison avec des densités plus importantes en hiver (Coef=1,89 ; IC=[0,73-2,99]) et au printemps (Coef=1,53 ; IC=[0,33-2,56]) par rapport à l'automne. De la même façon aucune influence du gradient urbain-péri-urbain n'a été mise en évidence sur les densités de fèces des jardins (Tableau 9b). En effet, les densités de fèces des jardins sont également conditionnées par la saison avec des densités plus faibles au printemps qu'en automne (Coef= -1,39 ; IC=[-1,89 -0,04]).

Tableau 9: Comparaison des modèles expliquant l'influence de la saison, du milieu et du niveau d'urbanisation sur les densités de fèces. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike ; ninter : nombre d'intervalles parcourus.

a) Prairies et pâtures	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
ninter + saison	-53,8	5	24,4	120,1	0,0	0,58
ninter + saison + milieu	-53,4	6	20,3	121,6	1,5	0,27
ninter + saison + milieu + zone _a	-53,4	7	17,4	123,7	3,6	0,10
ninter + saison + milieu*zone _a	-53,4	3	40,7	124,9	4,8	0,05
ninter	-61,9	3	40,7	130,0	9,9	0,00
b) Jardins	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
ninter + saison	-30,8	6	12,0	74,8	0,0	0,48
ninter	-34,6	3	24,0	75,5	0,7	0,34
ninter + saison + année	-30,8	7	10,3	77,3	2,5	0,14
ninter + saison + année + zone _b	-30,7	8	9,0	79,8	5,0	0,04

E.2.1.2. Influence du milieu, de la saison et des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* sur les densités de fèces

Le rapport variance sur moyenne du nombre de fèces récoltées en 2006 dans les divers milieux est largement supérieur à un ($1,53 / 0,60 \gg 1$) indiquant une distribution agrégative. La comparaison des abondances moyennes des parcelles, indépendamment de la saison, du milieu, des indices de présence de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris*, indique un effet significatif de la parcelle sur les densités de fèces ($p(\chi^2) < 0,001$). Les divers niveaux d'urbanisation n'ayant pas d'effet sur les densités de fèces, des modèles mixtes intégrant différentes combinaisons des variables « milieu », « saison », du nombre d'intervalles positifs pour *Microtus sp.*, « mapos » et pour *A. terrestris* « atpos » ont été ajustés. Ils ont été comparés afin de déterminer quels étaient les facteurs qui expliquaient au mieux la distribution des fèces. L'effet de la saison ayant été mis en évidence précédemment dans les milieux prairiaux et les jardins, l'interaction entre le type de milieu et la saison « milieu*saison » a été intégrée dans l'analyse. Le tableau 10 montre que le nombre d'intervalles positifs en *Microtus sp.* et en *A. terrestris* sont présentés comme les variables les plus explicatives des densités de fèces de l'ensemble de la zone d'étude.

Tableau 10: Comparaison des modèles expliquant l'influence de la saison, du milieu et des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* sur les densités de fèces. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc de l'analyse ; w_i : poids d'Akaike ; ninter : nombre d'intervalles parcourus ; mapos = nombre d'intervalles positifs pour la présence de *Microtus sp.* ; atpos = nombre d'intervalles positifs pour la présence d'*A. terrestris*.

modèles	LL	K	n/K	AICc	Δ_i	w_i
ninter + atpos + mapos	-73,9	5	38,6	158,1	0,0	0,80
ninter + atpos + mapos + saison	-73,7	7	27,6	162,0	3,9	0,12
ninter + atpos	-77,7	4	48,3	163,7	5,6	0,05
ninter + mapos	-79,0	4	48,3	166,1	8,0	0,01
ninter + saison + milieu + mapos + atpos	-72,0	11	17,5	167,4	9,2	0,01
ninter + atpos + mapos + saison*milieu	-62,9	19	10,2	168,1	10,0	0,01
ninter	-82,0	3	64,3	170,0	11,9	0,00
ninter + saison*milieu	-66,7	17	11,4	170,9	12,8	0,00
ninter + saison	-80,3	7	27,6	171,1	13,0	0,00
ninter + milieu	-79,8	5	38,6	173,8	15,7	0,00
ninter + saison + milieu	-78,3	9	21,4	175,5	17,4	0,00

Le tableau 11 présente les intervalles de confiance et les coefficients du modèle sélectionné. Il montre que les densités de fèces sont positivement corrélées aux densités de *Microtus sp.* (Coef= 0,05 ; IC[0,01-0,08]) et aux densités d'*A. terrestris* (Coef= 0,08 ; IC=[0,04-0,13]). Les parcelles à plus forte densité de fèces présentent donc les plus fortes densités de *Microtus sp.* et/ou d'*A. terrestris*.

Tableau 11: Coefficients des modèles et intervalles de confiance des paramètres du modèle expliquant la distribution des fèces.

n fèces	Coefficient	2,5%	97,5%
(Intercept)	-2,53	-3,48	-1,49
ninter	0,03	0,01	0,05
mapos	0,05	0,01	0,08
atpos	0,08	0,04	0,13

E.2.2. Statut infectieux des populations fécales

Sur les 248 fèces analysées, 27 échantillons (9,45%) dont la réponse non spécifique était supérieure à 50% de la réponse spécifique ont été exclus de l'analyse (Tableau 12).

Les valeurs de densités optiques à 405 nm (corrigées) s'échelonnent de 0 à 1,644. La valeur médiane de DO est de 0,144.

Tableau 12: Densités optiques des fèces collectées en fonction des variables environnementales étudiées. DO_{spé} : DO spécifique d'*E.m.*; DO_{nonspé}: DO non spécifique d'*E.m.* (Do de contrôle – Do spécifique).

Variables environnementales		Nombre de fèces collectées	Nombre de fèces DO _{spé} > 50%DO _{nonspé}	Densité optique des fèces		
				Minimum	Maximum	Médiane
Zone	Rural	48	44	0,014	1,644	0,150
	Péri-urbain	119	103	0,009	1,417	0,126
	Urbain	81	74	0,044	1,503	0,155
Saison	Hiver	90	79	0,009	1,503	0,105
	Printemps	36	29	0,033	1,056	0,116
	Ete	58	54	0,047	0,993	0,156
	Automne	64	59	0,031	1,644	0,180
Milieu	Friche	27	25	0,044	0,993	0,121
	Jardin	85	74	0,047	0,468	0,148
	Parc	14	6	0,117	1,503	0,153
	Pâturage	59	57	0,014	1,644	0,132
	Prairie	63	54	0,009	1,417	0,138
Année	2005	105	86	0,031	1,644	0,162
	2006	143	135	0,009	1,417	0,130

E.2.2.1. Influence de l'urbanisation sur le statut infectieux des fèces

La comparaison des valeurs de DO moyennes des parcelles, indépendamment de la saison, du milieu et de la zone, n'indique pas un effet significatif de la parcelle sur les données des prairies et pâturages et des jardins (Prairies et pâturages : $p(\chi^2) = 0,75$; Jardins : $p(\chi^2) < 0,97$). Le modèle mixte n'a donc pas été utilisé. Le tableau 13 présente la comparaison des modèles linéaires utilisés pour tester l'effet du gradient péri-urbain/rural sur les densités optiques des fèces collectées dans les prairies et les pâturages. Les modèles incluant la variable zone, la variable saison et la variable saison et zone sont équivalents au modèle nul. Par conséquent, l'influence du niveau d'urbanisation et

de la saison et du milieu sur les densités optiques des fèces récoltées dans les prairies et pâtures n'a pu être mis en évidence. Pour les fèces collectées dans les jardins, le modèle sélectionné n'intègre pas le niveau d'urbanisation comme variable explicative des variations de densités optiques des fèces mais la variable saison avec des densités optiques plus faibles en hiver par rapport à l'automne (Coef=-0,90; p=0,0001).

Tableau 13: Comparaison des modèles expliquant l'influence du niveau d'urbanisation sur les densités optiques des fèces. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike; Δ_i :différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc de l'analyse; w_i : poids d'Akaike ;ninter : nombre d'intervalles parcourus ;mapos= nombre d'intervalles positifs pour la présence de *Microtus sp.* ; atpos= nombre d'intervalles positifs pour la présence d' *A. terrestris*.

Prairies et pâtûres (péri-urbain/rural)	LL	K	N/K	AICc	Δ_i	w_i
modèle nul	-140,8	2	52,5	285,8	0,0	0,25
zone	-140,0	3	35,0	286,3	0,5	0,19
saison + zone	-136,9	6	17,5	286,7	0,9	0,16
saison	-138,0	5	21,0	286,7	0,9	0,16
milieu	-140,7	3	35,0	287,7	2,0	0,09
milieu + zone	-140,0	4	26,3	288,4	2,7	0,07
saison + milieu + zone	-136,9	7	15,0	288,9	3,2	0,05
saison + milieu + zone + milieu:zone	-136,0	8	13,1	289,5	3,7	0,04
Jardins (urbain/péri-urbain)	LL	K	N/K	AICc	Δ_i	w_i
saison	-57,4	5	13,2	125,9	0,0	0,62
saison + zone	-57,4	6	11,0	128,2	2,4	0,19
saison + annee + zone	-56,2	7	9,4	128,3	2,5	0,18
modèle nul	-67,4	2	33,0	139,0	13,1	0
annee	-67,3	3	22,0	141,0	15,1	0
zone	-67,3	3	22,0	141,1	15,2	0

E.2.2.2. Influence du milieu, de la saison et des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* sur le statut infectieux des fèces

La comparaison des DO moyennes des parcelles, indépendamment de la saison, du milieu et de la zone, n'indique pas un effet significatif de la parcelle sur les données ($p(\chi^2)= 0,66$). Le modèle mixte n'a donc pas été utilisé. Le tableau 14 montre que la sélection des modèles linéaires par AICc intègre les densités d' *A. terrestris* et la saison comme variable explicative des variations de densité optique des fèces. Les coefficients

du modèle montrent que les densités optiques des fèces augmentent là où les densités d'*A. terrestris* sont les plus faibles (Coef= -0,48 ; IC= -1,82 ; -1,38). Les densités optiques sont également plus faibles en hiver (Coef= -0,39 ; IC= -0,68 ; -0,09) et au printemps (Coef= -0,39 ; IC= -0,76 ; -0,02) par rapport à l'automne.

Tableau 14: Comparaison des modèles expliquant l'influence de la saison, du milieu et des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* sur les densités optiques des fèces. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc de l'analyse; w_i : poids d'Akaike ; ninter : nombre d'intervalles parcourus ; mapos= nombre d'intervalles positifs pour la présence de *Microtus sp.* ; atpos= nombre d'intervalles positifs pour la présence d'*A. terrestris*. En gras : Modèle sélectionné.

modèles	LL	K	N2K	AICc	i	wi
atindex + maindex + saison	-250,1	7	29,7	514,8	0,0	0,52
atindex + saison	-252,1	6	34,7	516,6	1,8	0,22
saison	-254,1	5	41,6	518,5	3,6	0,09
atindex	-256,3	3	69,3	518,7	3,9	0,07
atindex + maindex	-255,4	4	52,0	519,1	4,2	0,06
atindex + maindex + saison + milieu	-249,1	11	18,9	521,6	6,8	0,02
atindex + zone	-256,1	5	41,6	522,4	7,6	0,01
1	-260,5	2	104,0	525,1	10,3	0
saison + milieu	-253,2	9	23,1	525,3	10,4	0
maindex	-260,4	3	69,3	526,9	12,1	0
zone	-259,7	4	52,0	527,7	12,8	0
milieu	-259,9	6	34,7	532,1	17,3	0

E.2.2.3. Répartition spatiale des densités optiques

Les densités optiques obtenues à partir des fèces collectées ont été analysées afin de vérifier si une structure spatiale n'était pas plus informative que le modèle intégrant les densités d'*A. terrestris*. La sélection du modèle par AICc à partir du modèle spatial saturé indique que les coordonnées x expliquent au mieux la répartition des densités optiques (LL= -276,0; AICc= 558,1). Les valeurs prédites à partir de ce modèle montrent un gradient décroissant est/ouest des valeurs de densités optiques (Figure 21). Cependant, la comparaison du modèle spatial au modèle « densités d'*A. terrestris* » (LL= -229,5 ; AICc= 527,0) montre que les coordonnées x sont bien moins informatives que les densités d'*A. terrestris*.

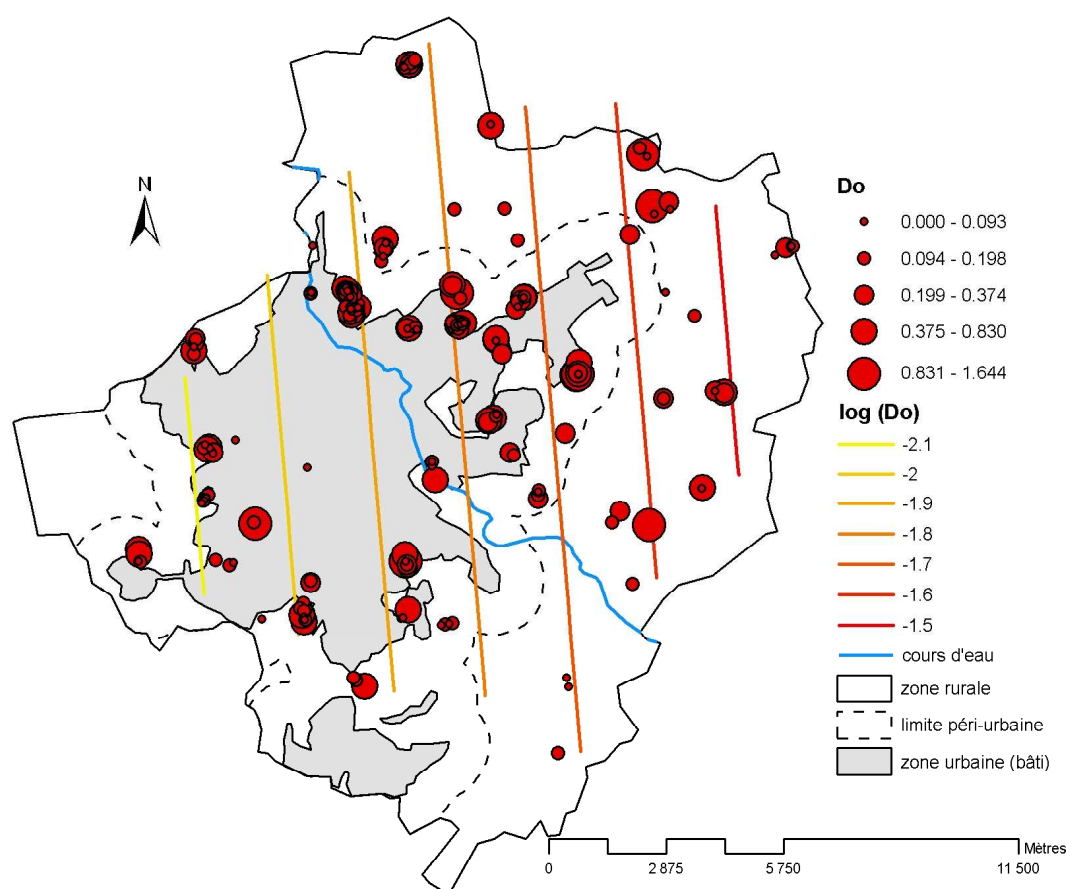


Figure 21: Distribution spatiale des densités optiques de fèces et courbes de tendance des densités optiques prédites à partir du modèle. Un cercle correspond à la mesure de DO effectuée sur une crotte découverte à l'endroit repéré.

E.3. Discussion

L'étude de l'écologie de la transmission d'*E. multilocularis* à niveau de perception locale a montré une forte variabilité dans l'infection des hôtes intermédiaires. Mondialement, plus de 40 espèces peuvent être hôtes intermédiaires du parasite. Cependant, les différentes espèces présentent une sensibilité à l'infection très variable (développement du parasite et fertilité des kystes plus ou moins efficace selon l'espèce) (Ohbayashi et al. 1971, Rausch 1995) et évoluent dans des conditions biotiques et abiotiques différentes ce qui conduit à des probabilités de contamination différentes. En effet, l'infection d'un hôte intermédiaire ne peut être réalisée que si celui-ci évolue dans

un environnement contaminé, c'est à dire dans des lieux où un hôte définitif infecté a déféqué. Ainsi, la distribution des fèces de renards roux, dans des conditions favorables à la survie des œufs est un élément clef dans la dynamique de transmission du parasite (Giraudoux 2002). Jusqu'à maintenant, seules deux études abordent cette problématique de transmission à échelle locale et aucune ne traite de la problématique des environnements urbanisés (Guislain 2006, Giraudoux et al. 2002).

E.3.1. Distribution des fèces de renards roux

Sur la zone d'étude de l'agglomération de Nancy, aucun effet de l'urbanisation sur les densités de fèces n'a pu être mis en évidence. Tous les auteurs s'accordent sur le fait que les populations vulpines sont plus denses en milieu urbanisé qu'en milieu rural (Trehwella et al. 1988, Baker et al. 2000, Gloor et al. 2001). Cependant, le milieu urbain présente une forte disparité de la distribution des renards roux. Alors que certains secteurs présentent des densités supérieures à 6 adultes/km², d'autres peuvent être exempts de cette espèce (Harris and Rayner 1986). Ceci pourrait expliquer que, au niveau de perception de notre zone d'étude, la densité des fèces ne diffère pas selon le niveau d'urbanisation (urbain, périurbain et rural).

L'étude des densités de fèces sur l'agglomération Nancéienne a mis en évidence que celles des milieux prairiaux étaient sept fois plus importantes en hiver et cinq fois plus importantes au printemps qu'en automne, alors que dans les jardins, elles étaient 4 fois plus faibles au printemps qu'en automne. La variabilité saisonnière des densités de fèces n'est donc pas toujours liée à la dynamique de population du renard roux (minima au printemps et maxima en été). Alors que les densités de fèces des jardins suivent la dynamique des populations vulpines, les prairies présentent une situation inverse. De telles observations de non concordance des densités de fèces aux variations de populations ont déjà été observées par différents auteurs (Cavallini 1994, Giraudoux et al. 2001, Guislain 2006). En effet, l'extrapolation des variations de densités de fèces aux variations de densités de populations ne semble applicable que pour la comparaison de secteurs géographiques à large échelle (Webbon et al. 2004). Cavallini (1994) suggère que la variabilité saisonnière des densités de fèces est plutôt influencée par la vitesse de dégradation des excréments imposée par les conditions climatiques. Mais cette vitesse de dégradation pourrait également être dépendante du type d'habitat, comme cela a été démontré pour les déjections de cervidés (Hemami et Dolman 2005). Notre étude a été

réalisée sur une même période dans divers milieux, et les variations saisonnières observées dans les milieux prairiaux et les jardins pourraient également suggérer une utilisation différentielle de ces habitats par le renard roux.

Le comportement de défécation du renard roux a été étudié par Giraudoux et al. (2002) qui ont mis en évidence des densités de fèces plus importantes dans les bordures de labours et bords de chemins par rapport à d'autres habitats (principalement les prairies). Or, les prévalences d'*E. multilocularis* chez les rongeurs étaient plus importantes dans les bordures de labours, sous entendant des conditions plus favorables de survie des œufs dans ce type de milieu. Guislain (2006) par échantillonnage de différents milieux dont des milieux annexes (bordures de parcelles) a mis en évidence des densités de fèces plus importantes dans les prairies, sur les berges et dans les bordures de parcelles à végétation moyenne et haute. Dans notre étude, les densités de fèces intra-parcellaires sont corrélées aux densités de campagnols *Microtus sp.* et d'*A. terrestris*. Les parcelles à forte densité de campagnols prairiaux sont donc celles où de fortes densités de fèces ont également été relevées. Les populations de *Microtus sp.* sont conditionnées par l'habitat (Partie II). Le type de milieu favorable à ce rongeur, identifié comme les friches sur notre zone d'étude, présente donc les plus fortes densités de fèces. Ainsi, la densité de fèces de renards apparaît plus liée aux densités de rongeurs qu'au type d'habitat. Il reste difficile d'expliquer si cette corrélation est le reflet d'une recherche active de nourriture avec marquage et/ou le reflet d'un dépôt aléatoire des fèces dont les abondances seraient expliquées par une occupation plus fréquente de ce type de milieu. Dans notre étude, les milieux lisières n'ont pas été échantillonnés, or les limites des territoires suivent souvent les lisières, bords de parcelles et cours d'eaux (Artois 1989), il pourrait donc être envisageable que la relation entre les densités de rongeurs et les densités de fèces ne soit pas la même dans les bordures des parcelles et à l'intérieur des parcelles.

Nos résultats montrent que, quel que soit le niveau d'urbanisation, le renard roux défèque préférentiellement dans les lieux à forte densité de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris*. De même que pour la distribution des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris*, la répartition spatiale des fèces devrait donc être beaucoup plus hétérogène en milieu urbain qu'en milieu rural. Ce comportement de défécation qui favorise la coexistence des fèces d'hôtes définitifs dans les lieux à forte population d'hôtes intermédiaires pourrait donc renforcer la capacité de réalisation du cycle parasitaire en milieu urbain.

E.3.2. Avantages et inconvénients de l'approche épidémiologique par technique ELISA

Nos premiers résultats mettent en évidence l'intérêt de l'utilisation du matériel fécal dans l'étude de l'écologie de la transmission du parasite. En effet, ce type d'approche a l'avantage d'être réalisable à toute échelle spatio-temporelle et permet donc une très grande flexibilité dans l'élaboration des plans d'échantillonnage. De plus, il est aisé d'obtenir des échantillons larges en peu de temps. Dans le cadre de l'évaluation de la contamination environnementale, l'analyse et la collecte des fèces paraît donc plus pertinente que les prévalences déterminées à partir de cadavres de renard roux. En effet, la majorité de la biomasse parasitaire n'est représentée que par quelques individus (cf Partie I), le statut positif ou négatif des hôtes définitifs ne permet donc pas d'évaluer leur rôle dans la contamination de l'environnement. L'analyse des charges parasitaires qui paraît plus adapté, ne donne cependant pas de renseignement sur la distribution des fèces contaminées dans l'environnement. Néanmoins, la situation épidémiologique révélée à travers les tests ELISA fournit une image altérée de la réalité due aux problèmes de sensibilité et de spécificité du test. Les coprotests ELISA détectent moins bien les antigènes de fèces issus d'un individu dont la charge parasitaire est inférieure à 1000 que ceux de fèces d'un individu présentant plus de 1000 vers (Raoul 2001) et il existe des réactions faussement positives dues à des réactions croisées avec d'autres helminthes intestinaux (Malgor et al. 1997, Deplazes et al. 1999, Raoul 2001). La proportion de faux positifs et de faux négatifs est difficile à estimer puisqu'elle dépend du statut de la population étudiée. Ainsi, pour les échantillons issus d'individus à faible charge parasitaire, le niveau d'infection de la population sera sous-estimé. A l'inverse, si une des populations étudiées est parasitée par un helminthe à l'origine de réactions croisées, le niveau d'infection de cette population sera surestimé par rapport aux autres. D'autres types de biais non contrôlés sur le terrain sont également envisageables. En milieu urbain, les possibilités de confusion avec les fèces de chien existent or les chiens domestiques sont susceptibles d'être moins parasités que les renards roux. L'amélioration des techniques d'identification des fèces de renard roux doit être considérée, particulièrement dans les milieux urbains présentant de fortes populations canines. Des techniques moléculaires d'identification de fèces de divers carnivores ont été développées par analyse chromatographique des acides biliaires (Capurro et al.

1997) et plus récemment par analyses et comparaisons d'ADN (PCR de séquences connues ou utilisation de marqueurs microsatellites) (Piggott 2004, Kurose et al. 2005).

L'utilisation de chiens dressés pour la détection et l'identification des fèces d'une espèce particulière a également montré son efficacité (Smith et al. 2003, Smith et al. 2005, Smith et al. 2006). L'utilisation de telles techniques permettrait donc d'améliorer la précision des mesures du niveau d'infection des populations d'hôtes définitifs.

L'analyse des densités optiques des fèces permet d'évaluer les caractéristiques environnementales des fèces déposées par un individu positif mais ne donne cependant pas d'information quant à la présence des œufs dans l'échantillon. En effet, l'excrétion des œufs par un renard parasité débute environ un mois après l'infection (période prépatente) et est ensuite discontinuée (Nonaka et al. 1996, Kapel et al. 2006). Une crotte qui contient des antigènes du taenia *E. multilocularis* ne contient donc pas forcément le stade œuf du parasite. L'identification de ce stade est réalisée par PCR mais la réaction ne permet pas de définir le statut infectieux de l'œuf (Bretagne et al. 1993, Monnier et al. 1996, Dinkel et al. 1998, Mathis et Deplazes 2006). Le test ELISA est donc adapté à l'estimation du niveau d'infection à échelle populationnelle (Raoul et al. 2001), alors que la PCR est utilisée pour l'étude de la contamination environnementale ou pour diagnostiquer l'émission d'œufs par un individu (Zarlenga et Higgins 2001). L'étude de l'effet du microclimat sur la survie des œufs dans l'environnement urbain permettrait de mieux évaluer le risque de transmission. En effet, l'environnement urbain est caractérisé par des conditions climatiques plus chaudes qu'en campagne (effet d'îlot thermique urbain) (Oke et Maxwell 1975). Ces conditions locales additionnées à des conditions microclimatiques variables, pourraient affecter la survie des œufs dans l'environnement et donc la transmission du parasite. Même si la différence de température entre l'air urbain et l'air rural n'est que de quelques degrés, à échelle micro-locale, cet écart de températures peut devenir conséquent (par exemple, si les fèces sont déposées sur une surface bétonnée).

E.3.3. Distribution de l'infection des populations fécales

Stieger et al (2004), à Zürich, mirent en évidence par coprotests ELISA un niveau d'infection plus faible en milieu urbain qu'en milieu péri-urbain. A Sapporo, au Japon, la périphérie urbaine semble également plus contaminée que le centre urbain (Tsukada et al. 2000). La collecte de fèces aux abords des terriers et leur analyse par coprotests

ELISA ont révélé que sur 11 terriers comportant des fèces positives, 10 se situaient en périphérie urbaine, contre un seul terrier en centre urbain. Dans notre étude, la sélection des variables explicatives des densités optiques des fèces récoltées dans les prairies et pâtures a montré que le modèle « zone », le modèle « saison » et le modèle « milieu » étaient équivalents au modèle nul. Aucun effet du niveau d'urbanisation sur les densités de fèces des prairies et pâtures n'a pu être mis en évidence sur notre zone d'étude. Aucun effet de l'urbanisation n'a également été mis en évidence dans les milieux jardins. Les résultats montrent que les densités optiques des fèces sont 2,5 fois plus faibles en hiver qu'en automne. Il apparaît donc que les facteurs associés aux densités de fèces diffèrent en fonction du milieu considéré.

Spatialement et à niveau de perception de la zone d'étude, la distribution des densités optiques montre un gradient décroissant est/ouest comparable à celui observé lors de l'analyse parasitaire des cadavres de renards roux (Partie I). La comparaison du modèle spatial au modèle global utilisant les variables environnementales a montré que ce dernier était plus explicatif. L'analyse globale de l'effet de la saison, du milieu, des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* sur l'ensemble des fèces collectées en 2006 a montré un lien entre densité optique et densité d'*Arvicola terrestris*. Les résultats montrent que les densités optiques des fèces sont négativement corrélées aux densités d'*A. terrestris*. Ainsi, dans notre étude, les fèces les moins contaminées sont plus fréquemment présentes dans les secteurs à forte densité d'*A. terrestris*. Pour *A. terrestris*, les parcelles à forte densité de rongeurs présentent de forte densité de fèces mais de faibles valeurs de densité optique alors que pour *Microtus sp.*, les parcelles à forte densité de campagnols correspondent à de fortes densités de fèces sans qu'un lien avec les densités optiques n'ai pu être démontré. Considérant ces résultats, *A. terrestris* devrait avoir une probabilité de rencontre avec le parasite plus faible que *Microtus sp.* Un piégeage intensif sur les parcelles étudiées, avec comparaison des prévalences, permettrait de vérifier si *A. terrestris* est moins fréquemment infecté que *Microtus sp.* Les résultats présentent également un effet de la saison sur les densités optiques de fèces avec des densités optiques 2,5 fois plus faibles en hiver et au printemps par rapport à l'automne. Ce résultat est en désaccord avec la saisonnalité de l'infection présentant généralement une proportion de coproantigènes positifs plus importante en hiver (Stieger et al. 2002).

F. PARTIE V : UTILISATION DE L'ESPACE URBAIN PAR LE RENARD ROUX

La contamination environnementale est assurée par le dépôt de fèces des hôtes définitifs. Les déplacements réalisés par le renard roux peuvent donc être considérés comme déterminants le processus de dispersion des oeufs du parasite. De par la grande flexibilité de l'espèce *Vulpe vulpes*, différents comportements ont été observés dans les environnements urbains. La superficie des domaines vitaux, fonction de la ressource alimentaire disponible mais également de la disponibilité en gîtes est très variable d'une ville à une autre, de 29,5 ha jusqu'à 165 ha (Trehella et al. 1988, Saunders et al. 1993). La plupart des travaux réalisés sur la sélection d'habitat mettent en évidence une préférence du renard roux pour les milieux relativement calmes et abrités (Harris et Rayner 1986, Adkins et Stott 1998). Cependant, les populations vulpines préfèrent des milieux d'urbanisation variable. Alors que les renards de Zürich évoluent dans des quartiers à forte densité humaine (Hegglin et al. 1998), les renards étudiés à Bristol présentent une préférence pour les quartiers résidentiels calmes, à densité humaine moyenne ou faible (Harris et Rayner 1986) et ont tendance à éviter les secteurs à forte densité de chiens (Harris 1981a). La superficie des domaines vitaux, ainsi que le mode d'exploitation de ces domaines sont autant d'indicateurs de l'éventuelle répartition spatiale du stade œuf du parasite. De plus, les trajectoires des renards ne sont pas seulement induites par l'environnement mais également par l'état interne de l'animal (recherche de nourriture, repos, recherche de partenaires sexuels, etc..). La probabilité d'infection du renard roux est dépendante de la consommation d'hôtes intermédiaires. Les différences de probabilité d'infection entre individus, pourrait donc être estimée par comparaison du type de ressource alimentaire sélectionné lors des trajectoires. L'éco-éthologie du renard roux n'a que rarement été intégrée aux études épidémiologiques du parasite, le but de ce chapitre est donc d'inclure cet aspect en répondant aux questions suivantes:

Quelle est la superficie des domaines vitaux des renards roux de l'agglomération de Nancy ? Existe-t'il des individus évoluant strictement dans un environnement urbain?

Existe-t-il des sélections particulières d'habitats au sein de la population vulpine urbaine ?

A l'échelle d'une nuit, existe-t'il des sites particulièrement exploités et par quel type de ressource alimentaire sont-ils caractérisés ?

F.1. Matériel et Méthodes

F.1.1. Colliers GPS

Le suivi télémétrique des renards roux a été réalisé à partir de colliers GPS (Lotek® 3300SL). D'un poids initial de 200g, ils permettent d'équiper des individus de plus de 4kg. Afin de ne pas perturber le comportement de l'animal pisté, le collier émetteur ne doit pas dépasser 5% du poids de l'animal (Cochran 1980). Les colliers GPS utilisés enregistrent la position de l'animal par satellite mais disposent également d'un émetteur VHF permettant de localiser l'animal en temps réel. La durée de vie de la batterie et donc la durée pendant laquelle l'animal a été suivi varient suivant le nombre de localisations GPS réalisées par jour (par exemple : pour 4 positions par jour, environ 8 mois de durée de vie alors que pour 24 positions par jour, environ 3 mois de durée de vie). A l'arrêt de la batterie GPS, le système VHF reste encore utilisable un minimum de 6 mois et les données sont ensuite stockées pendant encore 5 ans, laissant a priori un intervalle de temps suffisant pour retrouver le collier et en extraire les données enregistrées.

L'utilisation des systèmes GPS (Global Positioning System), dans l'étude de l'utilisation de l'espace par la faune sauvage, permet d'obtenir des localisations nombreuses et précises tout en évitant de nombreuses difficultés inhérentes à l'utilisation des systèmes VHF (Harris et al. 1990). Le système GPS est actuellement l'outil de suivi télémétrique qui est considéré comme le plus précis (Hulbert et French 2001). Dans cette étude, seules les données issues du système GPS ont été exploitées. Le système VHF permettait de localiser le secteur sur lequel évoluait l'animal et de cibler le piégeage afin de récupérer le collier.

Six colliers GPS ont été utilisés pour cette étude. Trois de ces colliers permettaient la correction différentielle différée qui permet d'atteindre une précision de 4 à 8 mètres selon les auteurs (Moen et al. 1997, Rempel et Rodgers 1997).

F.1.2. Programmation des colliers

Une partie de la programmation des colliers a été réalisée de manière à obtenir des points indépendants afin d'estimer le domaine vital. Si les observations successives sont assez proches dans le temps, les données sont probablement autocorrélées positivement et la superficie du domaine vital peut-être sérieusement sous-estimée (Swihart et Slade 1985). Pour pallier ce problème, il est préférable de prendre un intervalle de temps assez long pour que l'animal puisse théoriquement traverser son domaine vital de part en part. Cet intervalle de temps a été défini à un minimum de 1h pour le renard roux (Harris et al. 1990). Dans cette étude les intervalles de temps utilisés dans le but d'estimer les domaines vitaux étaient de 4 heures.

En plus des localisations toutes les quatre heures, la programmation de chaque collier permettait d'obtenir des suivis de trajectoires pendant 24h une fois par semaine. Le suivi des trajets a été réalisé à partir d'intervalles de prise de point de 15 minutes pour les colliers sans correction différentielle et de 5 minutes pour les colliers à correction différentielle.

F.1.3. Précision des mesures

Un récepteur GPS placé en un point de coordonnées connues, fournit des localisations distribuées aléatoirement autour de la position réelle. Le CEP (Circular Error Probable) est un estimateur de l'exactitude des localisations correspondant au rayon d'un cercle centré sur le point exact. Il contient, selon les cas, 50%, 95% ou 99% des localisations. Des tests de performances de colliers GPS ont montré que 95% des localisations se situaient dans un cercle de 31m alors que 1% se trouvait entre 85 et 924 m (D'Eon et al. 2002). Ainsi, les localisations GPS peuvent être altérées par deux types d'erreurs : les localisations manquantes (échecs de prise de point) et les erreurs de localisations (D'Eon et al. 2002, Frair et al. 2004). Deux principaux facteurs sont à l'origine de ces erreurs : la vitesse de propagation des ondes dans les différentes couches de l'atmosphère n'est pas constante et la traversée de l'ionosphère et de la troposphère ralentissent la propagation des signaux. L'erreur devient alors d'autant plus grande que la distance à

parcourir est grande ce qui est le cas lorsque les satellites sont proches de l'horizon. La deuxième source d'inexactitude est la configuration des satellites utilisés. De leur distribution dans l'espace va dépendre l'exactitude de la mesure. En effet, plus les satellites sont espacés dans le ciel, meilleure est la mesure. Plus le nombre de satellites accessibles dans le ciel est important (supérieur à quatre = position 3D), plus le système pourra sélectionner les satellites présentant un bon espacement, plus le succès de prise de point et la précision seront importants.

Informé par ces caractéristiques, le GPS calcule pour chaque localisation un paramètre d'exactitude de la localisation : la DOP (Dilution of précision). La DOP est composée de différents éléments dont la PDOP (Position Dilution of Precision) qui est utilisée pour éliminer les localisations issues d'une mauvaise configuration géométrique des satellites.

D'autres facteurs relatifs au terrain d'étude sont susceptibles de modifier le nombre de localisations réalisées ou l'exactitude du collier GPS. La topographie induit souvent une mauvaise PDOP. En effet, en réduisant la proportion apparente du ciel, le relief augmente la probabilité que la localisation soit déterminée à partir d'un nombre insuffisant de satellites et augmente aussi les chances d'obtenir une mauvaise configuration géométrique des satellites ($PDOP > 10$). Le couvert végétal est également une autre limite à l'usage du GPS (Di Orio et al. 2003). Le type de canopée (Moen et al. 1996, Moen et al. 1997), le pourcentage de recouvrement de la canopée (Rempel et al. 1995, D'Eon et al. 2002), la densité des arbres (Rempel et al. 1995), la hauteur des arbres (Rempel et Rodgers 1997, Dussault et al. 1999), l'interaction entre la canopée et le type de terrain (D'Eon et al. 2002), sont autant de facteurs qui ont été démontrés affecter l'acquisition des données GPS. Ainsi en milieu forestier continental, le nombre d'échecs de prise de point est plus important lorsque la taille des arbres augmente et lorsque les peuplements de conifères sont couverts de neige, alors qu'elle diminue lorsque les arbres sont dépourvus de feuilles (Janeau et al. 2004). La période de la journée, du mois ou de l'année, à laquelle le point est pris constitue également une source de variation de la précision, puisque la configuration et le nombre de satellites dans le ciel sont variables dans le temps (Moen et al. 1997, Dussault et al. 2001, Frair et al. 2004).

D'autres conditions, indépendantes du terrain se sont avérées influencer les résultats. Le comportement même de l'animal (mouvement de l'animal, orientation de l'antenne) peuvent également être une source d'imprécisions et de biais (Rempel et Rodgers 1997,

Adrados et al. 2002, D'Eon et Delparte 2005). Les intervalles de prise de points affectent également le succès d'enregistrement des localisations. En effet, plus l'intervalle est long, plus la fréquence d'échecs de prise de points est importante (Cain et al. 2005).

Le tri des données par sélection des meilleures localisations peut donc instaurer un biais en conduisant à l'élimination des localisations d'un habitat, d'un comportement ou d'une période particulière. Un compromis doit ainsi être trouvé entre la perte de données (et instauration potentielle de biais) et l'augmentation de la précision. D'Eon et al. (2005) recommandent la suppression des PDOP supérieures à 10. Dans cette étude, réalisée en conditions favorables (terrain ouvert) et sans correction différentielle, la suppression des données dont la PDOP était < 10 (1,3%) élevait le CEP (95%) à 26,2 m. Dans l'agglomération de Nancy, des mesures réalisées à 5 mètres d'un bâtiment, sous un ciel clair, ont montré une précision de 52 mètres pour les colliers sans correction différentielle. Cependant, comme le montre la bibliographie, de nombreux paramètres tel que les conditions météorologiques, le couvert végétal, la topographie et le comportement de l'animal, sont susceptibles de modifier cette valeur. L'élimination des localisation dont la PDOP était supérieure à 10 (4%) a permis d'augmenter la précision à 31 mètres.

F.1.4. Capture des renards

Mairies et pompiers de la CUGN, souvent sollicités par les habitants, ont été informés de l'étude afin qu'ils nous préviennent de la présence de renards dans certains sites. Les captures ont été réalisées par les piégeurs agréés de la CUGN ou par du personnel du laboratoire agréé. Les pièges utilisés ont été des collets à arrêtoir, des pièges à lacet de pattes (ou pièges besliles) et des cages à appâts vivants ou morts. Le type d'appât était de la viande, des croquettes, des restes divers de nourriture ou encore, lorsque le piégeage était ciblé sur un mâle, des fèces de femelles en chaleurs issues de la station expérimentale de l'AFSSA Nancy (ATTON). Les appâts vivants étaient des poules ou des pigeons. Le type de piège utilisé était choisi en fonction du site d'étude et du terrain. Les collets étaient posés dans des coulées préalablement repérées et susceptibles d'être utilisées par le renard. Les pièges à lacets de pattes sont constitués de deux mâchoires rondes à faible pression, non vulnérantes, autour desquelles est disposé un lacet muni d'un dispositif anti-retour. L'extrémité libre du lacet est fixée au sol. Plusieurs pièges sont alors dissimulés sous une fine couche de terre, autour d'un appât enterré. Etant

donné la fréquente présence de chats errants sur les zones de piégeages, ce type de piège a été utilisé moins fréquemment que le collet à arrêtoir ou les cages à fauve.

F.1.5. Equipement des renards

L'animal piégé était immobilisé à l'aide d'un serre-cou ou lasso-perche puis maintenu à terre où il était manipulé sans anesthésie. La gueule et les pattes étaient attachées par un lien et la vue de l'animal était cachée par un bandeau afin de limiter le stress. Après un examen externe de l'animal (présence de parasites externes, blessures, etc...) des soins étaient apportés en cas de besoin. Puis l'animal était sexé et pesé. Un examen de la dentition était également réalisé afin d'évaluer s'il s'agissait d'un subadulte ou d'un adulte. L'animal était ensuite marqué par une étiquette auriculaire en plastique posée à l'oreille droite pour les femelles et à l'oreille gauche pour les mâles. L'animal équipé du collier GPS était ensuite relâché.

F.1.6. Recapture des individus et collecte des données

La recapture des individus équipés a nécessité un piégeage quotidien pendant un temps très variable (4 à 9 mois) (Tableau 15). A titre d'exemple, la recapture de F2b a nécessité 883 nuits/pièges avec la capture préalable de cinq autres individus vivant ou de passage sur le même secteur alors que le re-piégeage de M1 a nécessité 100 nuits/pièges. L'individu M3, après 10 mois de piégeage représentant 657 nuits/pièges, 7 prises de renardeaux et la capture de cinq autres adultes sur son secteur, a été retrouvé mort écrasé par un véhicule sur un secteur où il avait été observé plusieurs fois auparavant.

Sur les neuf individus équipés, 3, dont deux sub-adultes, ont été retrouvés morts accidentés par un véhicule. Les individus suivis dont le cadavre a été retrouvé (M3, M4, M5, M6) ont été autopsiés afin de déterminer leur classe d'âge (0-1 an, 1-2 ans, 2-3ans et >3 ans) et de réaliser le diagnostic échinococcose par technique de sédimentation et de comptage (SCT). Seul l'individu M6 a été identifié positif en échinocoque avec une charge parasitaire de 4 vers.

En fin d'étude, des systèmes « drop-off » détachant automatiquement le collier à une date prédéfinie ont été ajoutés aux colliers au vu des difficultés à re-piéger les animaux équipés. Ces dispositifs ont été utilisés pour les individus M7 et M8 et ont montré leur efficacité.

Tableau 15: Renards équipés de colliers GPS et suivis de janvier 2006 à avril 2007 dans l'agglomération de Nancy. F2a et F2b correspondent au rééquipement du même individu F2 par deux types de colliers différents. Temps récup. collier : Temps nécessaire pour récupérer le collier GPS. CD : collier à correction différentielle. En gras : Diagnostiqué positif en *E. multilocularis* par SCT.

Animal	Age	N° Collier	Date équipement	Durée batterie (jours)	Temps récup. collier	Condition retour collier
M1	Adulte	N°1	janv-06	92	7 mois	Piégeage
F2a	Subadulte	N°2	janv-06	82	4 mois	Piégeage
M3	5-6 ans	N°3	févr-06	76	1 an	Mort
F2b	Adulte	N°4CD	mai-06	36	9 mois	Piégeage
M4	2-3ans	N°5CD	août-06	28	3 mois	Piégeage
M5	0-1 an	N°2	nov-06	33	1 mois	Mort
M6	0-1 an	N°1	nov-06	30	1 mois	Mort
M7	Adulte	N°6CD	déc-06	54	3 mois	Drop-off
M8	Subadulte	N°5CD	jan-07	90	3 mois	Drop-off

Après avoir retrouvé le collier GPS, celui-ci était rapporté au laboratoire pour en extraire les données. La correction différentielle des données a été réalisée à partir des fichiers de la station fixe de Metz disponibles sur le réseau RGP de l'IGN et à l'aide du logiciel N4.

F.1.7. Utilisation de l'espace

F.1.7.1. Estimation des domaines vitaux

La méthode d'estimation des domaines vitaux utilisée est la méthode Kernel (Worton 1989) basée sur des données indépendantes. Cette méthode est la plus recommandée actuellement (Worton 1989, Powell 2000). Une fonction de densité de probabilité, nommée kernel, est placée sur chaque localisation et l'estimateur est construit en additionnant les n composants. Ainsi, l'estimation kernel aura une densité d'autant plus élevée que les points seront concentrés. Cette méthode probabiliste basée sur la distribution des points est appelée « utilisation distribution » (UD). Comme chaque kernel est une densité, l'estimation résultante est une fonction de densité de probabilité. Le choix du paramètre de lissage h est important car il a une grande influence sur la forme et la surface du domaine vital estimé. Pour le paramètre de lissage, trois méthodes de calculs peuvent être utilisées. Le h de référence (ad hoc), le h « Least-Squares Cross validation » (LSCV) et le h fixé à une valeur donnée (Silverman 1986, Worton 1989, Seaman et Powell 1996). De nombreux auteurs affirment que la méthode kernel avec

LSCV donne les estimations les plus précises de la superficie des domaines vitaux et de la forme de la distribution d'utilisation. Cependant, Hemson et al. (2005) ont montré que l'utilisation du paramètre de lissage LSCV n'est pas optimale lors de l'utilisation intensive de zones de noyau et lorsque les animaux sont fidèles à certains sites. Dans de telles situations, la méthode du kernel avec h fixé à une valeur donnée produit des estimations de valeurs raisonnables. Dans cette étude, et au vu du mode d'utilisation de l'espace par le renard roux, la méthode LSCV n'était pas applicable car les modèles ne convergaient pas. Le h utilisé a donc été fixé à 100, valeur déterminée à partir d'explorations visuelles de l'allure des domaines vitaux à différentes valeurs de h . A titre d'exemple, la superficie moyenne des domaines vitaux est de 105,9 ha pour $h=80$; 111,4 ha pour $h=90$; 123,66 ha pour $h=100$; 135,2 ha pour $h=105$ et ha 147,3 pour $h=110$. L'analyse des données a porté sur les localisations nocturnes, période d'activité de l'animal. La comparaison des superficies des domaines vitaux entre femelles/mâles; juvéniles/adultes ; urbains/péri-urbains a été réalisée à partir de tests ANOVA. Les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R 2.4.1 (R development Core Team. 2006) et du package adehabitat 1.5.1. (Calenge 2006).

F.1.7.2. Utilisation de l'habitat

Une fois le domaine vital déterminé, la composition du paysage disponible pour les renards roux urbains a été établie à partir d'un SIG (Système d'Information Géographique) fondé sur des photographies aériennes (orthophotographies de BD ORHOTO®IGN, 1/5000^e, 1^{ère} édition 54 NORD et 54 SUD, ©IGN Paris 2005). Etant donné que, dans la problématique de l'échinococcose, nous nous intéressons à l'utilisation de l'habitat par le renard en milieu urbain en fonction de l'activité humaine associée, les habitats pris en compte sont les suivants:

- friche
- forêt
- cimetière
- zone d'activité (hôpitaux, universités, centres commerciaux)
- zone de loisirs (terrains de sport, parcs, écoles, square)
- résidences (immeubles, résidences et leurs jardins)

Il existe différents moyens d'analyser la sélection d'habitat selon le type de données utilisé. Ils ont été classés en trois grands types de protocoles par Thomas et Taylor

(1990). Le protocole de type I mesure l'utilisation et la disponibilité en habitat à l'échelle de la population sans suivi individuel des animaux. Ce protocole concerne par exemple les échantillonnages d'indices de présence par transect ou quadrat. Le protocole de type II correspond également à une approche populationnelle mais présente une identification des individus. Ce type d'analyse est utilisé pour déterminer l'emplacement des domaines vitaux à travers une zone d'étude. L'utilisation est alors mesurée pour chaque individu alors que les valeurs de disponibilité sont identiques pour tous. Enfin, le protocole de type III, utilisé lors de cette étude, correspond à une approche individuelle où les animaux sont identifiés. L'utilisation et la disponibilité sont alors mesurées et comparées pour chaque individu. Les différentes proportions d'habitats disponibles dans les domaines vitaux des renards roux ont été comparées au nombre de localisations nocturnes observées dans chaque habitat, comme recommandé par Aebischer (1993). La significativité de la sélection d'habitat a été testée en utilisant le lambda de Wilks.

Une analyse plus exploratrice a été réalisée afin de déterminer ce qu'il y avait de commun dans la sélection de l'habitat par les individus urbains et pour, au contraire, déterminer ce qui les différençait. Elle a été réalisée par analyse des valeurs et vecteurs propres du rapport des sélections (eigenanalysis of selection ratios) (Calenge et Dufour 2006). Cette méthode, basée sur le principe des analyses de correspondance, permet de mettre en valeur pour chaque animal les différences entre l'utilisation d'habitat et leur disponibilité. Les analyses ont été basées sur les localisations nocturnes afin de déterminer les préférences d'habitat lors des périodes d'activité des animaux.

F.1.7.3. Analyse des trajectoires et sites attractifs

Les trajectoires réalisées par les individus suivis ont été reportées sur les cartes IGN au 1/25000^e. Les distances parcourues lors des trajectoires nocturnes des mâles et femelles, subadultes et adultes, individus urbains et péri-urbains ont été comparées par ANOVA.

Les trajets des animaux reflètent une réponse comportementale à l'hétérogénéité de l'environnement y compris à celle des ressources alimentaires. La ressource peut être dispersée de manière agrégative et les individus vont alors ajuster leur trajet en fonction de cette distribution en passant davantage de temps dans les zones où la ressource est abondante que dans les zones où elle est rare. Les individus adoptent ainsi un comportement nommé « zone de recherche restreinte » ou « area restricted search » (ARS) (Kareiva et Odell 1987). Ils diminuent ainsi leur vitesse dans les ARS afin de

rencontrer un maximum de proies et augmenter leur succès de prédation (Stephens et Krebs 1986). L'analyse des trajectoires a été réalisée à partir de la méthode des grilles (Harris et al. 1990, Doncaster et Macdonald 1997). Chaque trajectoire nocturne a été superposée à une grille placée de façon aléatoire sur la zone d'étude. La taille des mailles a été fixée à 30m x 30m pour tenir compte de la précision des données différentielles (estimée à +/- 15 mètres). Le nombre de localisations successives contenues dans chaque maille a ensuite été calculé pour chaque trajectoire. La sélection des mailles où l'animal est resté plus de 5 minutes a permis d'identifier les zones les plus fréquentées. Le même nombre de maille, avec une présence inférieure à 5 minutes, a ensuite été sélectionné afin d'y comparer les diverses ressources alimentaires disponibles avec celles présentes sur les sites les plus fréquentés. A partir de prospections sur le terrain, la présence-absence de différentes catégories alimentaires a été relevée :

- Poubelles (accessibles au renard roux)
- Végétaux (fruits et légumes du potager)
- Rongeurs (*Arvicola terrestris* et *Microtus sp.* identifiés à partir des indices de présence)

La comparaison des fréquences d'apparition des ressources alimentaires entre les sites où l'individu est resté plus de 5 minutes et ceux où l'individu est resté moins de 5 minutes a été réalisée au moyen d'un test du χ^2 .

L'ensemble des analyses a été réalisée à l'aide du logiciel R 2.4.1 (R development Core Team. 2006) et du package adehabitat 1.5.1. (Calenge 2006) et du logiciel ArcView 8.2.

F.2. Résultats

Au cours des neufs suivis télémétriques, 8053 localisations GPS ont été enregistrées (Tableau 16). Le taux de succès de prise de points des colliers variait de 33,38% à 92,33% avec une moyenne de 64,51%. Le succès de prise de points de 33,38% correspondait à une période de mise bas et d'allaitement d'une femelle installée sous un immeuble ce qui a conduit à un nombre important d'échecs de localisation. En effet, les structures en béton constituent un obstacle pour le fonctionnement des colliers GPS. La proportion de points éliminés (PDOP>10) a varié de 11,6% à 2,6% avec une moyenne de 8,34%.

Le nombre de localisations nocturnes utilisé pour la construction des domaines vitaux est variable selon l'animal et la saison de suivi. En été, les nuits sont beaucoup plus courtes, le nombre de localisations nocturnes était donc moindre. Certains colliers, disposant en plus d'un programme de prise de points à intervalles de 5 minutes, avaient donc des batteries qui s'affaiblissaient beaucoup plus rapidement, ce qui réduisait la durée du suivi.

Tableau 16: Résumé de l'ensemble des données collectées par animal. N loc.= nombre de localisations. F2a et F2b correspondent au même animal qui a été successivement équipé par deux colliers. En gras. individus suivis par un collier à correction différentielle.

Animal	Succès	N loc.	% loc. PDOP>10	N loc. PDOP<10	Intervalles de 4 h		Intervalles de 5 minutes	
					N loc. diurnes	N loc. nocturne	N trajets	N loc. trajets
M1	80,87%	1394	10,75%	1245	224	160	13	861
F2a	33,38%	525	11,24%	466	40	113	11	313
M3	73,37%	1350	9,63%	1220	159	127	11	934
F2b	55,19%	851	5,90%	795	58	48	5	689
M4	30,78%	377	8,22%	346	16	30	4	300
M5	78,77%	308	11,69%	272	24	94	4	154
M6	74,48%	321	8,72%	293	16	73	5	204
M7	92,33%	1710	2,57%	1666	35	143	8	1488
M8	63,99%	1217	6,33%	1140	0	113	8	1027
Total	64,51%	8053	8,34%	7443	572	901	69	5970

F.2.1. Estimation des domaines vitaux

L'estimation des domaines vitaux montre que M1 et M8 évoluent principalement à l'extérieur de la ville alors que M6 évolue essentiellement en milieu urbain mais également, à moindre mesure, en milieu péri-urbain (Figure 22). Les renards F2, M3, M4, M5 et M7 sont des individus exclusivement urbains. Les deux mâles adultes M3 et M4 ont évolué sur le même secteur, mais les périodes de suivi ne permettent pas de dire s'ils ont ou non partagé le même espace sur une même période. De la même façon, les individus F2, M5, M7 et ponctuellement M6 ont évolué dans le même secteur de la ville mais les périodes de suivi ne permettent pas d'indiquer l'existence des domaines vitaux communs.

La superficie des domaines vitaux ($h = 100$) varie de 57 ha à 243 ha (Tableau 17). Aucune différence de superficie de domaine vital n'a été mise en évidence entre mâles

et femelles ($F=0,59$; $p=0,47$) et entre adultes et subadultes ($F=0,17$; $p=0,70$). La femelle urbaine lors de ses deux périodes de suivi, avait un domaine vital de 122 ha puis de 188 ha. Cette superficie est supérieure à celle des domaines vitaux des mâles urbains qui occupent en moyenne 71 ha \pm l'écart-type de 9 ha ($F=15,19$; $p=0,018$). La moyenne des domaines vitaux de M1, M6, M8, utilisant l'espace péri-urbain est de 173 ha \pm 68 ha et la moyenne des domaines vitaux des renards F2, M3, M4, M5, M7 strictement urbains, est de 99 ha \pm 48 ha. Aucune différence significative de superficie de domaine vital n'a pu être mise en évidence entre les renards urbains et péri-urbains ($F=3,63$; $p=0,098$).

Tableau 17: Superficie (ha) des domaines vitaux des renards roux suivis de janvier 2006 à avril 2007 dans l'agglomération de Nancy (UD à 95% et à 50%).

Animal	Age	Environnement	Saison	UD 95%	UD 50%	n localisations nocturnes
M1	Adulte	péri-urbain	janv-avril 06	243,13	32,61	160
F2a	Subadulte	urbain	janv-avril 06	122,06	23,65	113
M3	5-6 ans	urbain	fevr-avril 06	76,51	17,06	127
F2b	Adulte	urbain	mai-juin 06	188,45	23,1	48
M4	2-3ans	urbain	août-06	76,68	24,53	30
M5	0-1 an	urbain	nov-déc 06	57,16	14,64	94
M6	0-1 an	urbain et péri-urbain	nov-déc 06	171,04	19,44	73
M7	Adulte	urbain	déc-fevr 06	74,89	12,08	143
M8	Subadulte	péri-urbain	janv-févr 07	106,28	8,59	113

Tableau 18: Mode de sélection de l'habitat par les renards équipés de colliers GPS et suivis de janvier 2006 à avril 2007 dans la zone urbaine de l'agglomération de Nancy. La disponibilité de chaque habitat est exprimée en pourcentage du domaine vital de l'animal. Le nombre de localisation de chaque animal dans chaque habitat est indiqué entre parenthèses et en gras.

Animal	cimetière	forêts	friches	zone activité	zone loisirs	résidences
F2a	7,4 (2)	0 (0)	3,28 (34)	18,51 (26)	12,4 (9)	55,81 (39)
F2b	3,77 (0)	0 (0)	8,13 (11)	27,29 (14)	19,57 (10)	41,25 (13)
M3	0 (0)	35,45 (55)	2,88 (8)	16,94 (79)	19,6 (29)	25,12 (82)
M4	0 (0)	14,24 (6)	1,57 (1)	21,07 (2)	39,54 (15)	23,58 (6)
M5	0 (0)	0 (0)	11,84 (8)	38,84 (42)	20,12 (2)	29,2 (42)
M6	4,09 (0)	5,65 (3)	16,1 (21)	20,61 (9)	13,48 (21)	40,06 (19)
M7	45,08 (245)	0 (0)	11,2 (18)	17,56 (3)	0 (0)	26,17 (21)

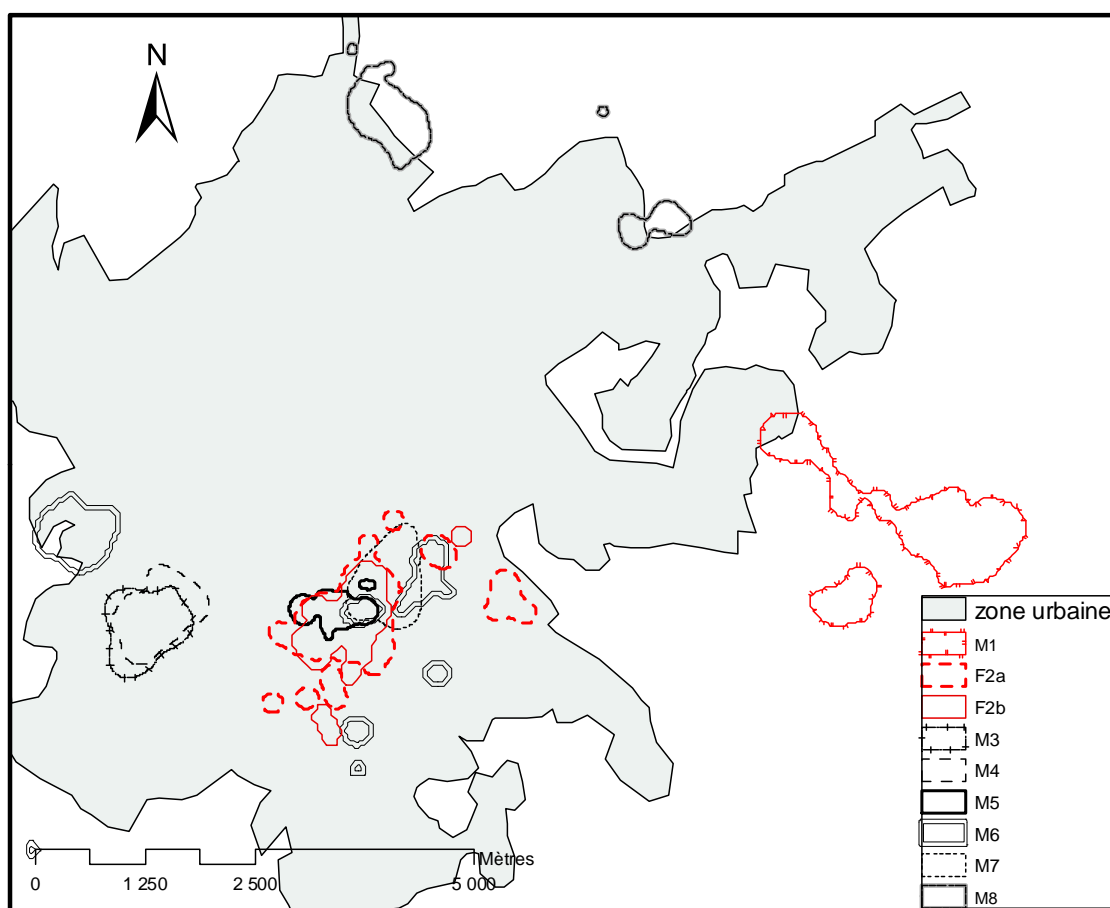


Figure 22: Domaines vitaux (UD 95%) des individus équipés estimés selon la méthode kernel (h fixé à 100).

F.2.2. Utilisation de l'habitat urbain

Le milieu résidence, qui est le milieu le plus représenté dans la zone urbaine, constitue 37% des domaines vitaux des renards étudiés (Tableau 18 et Figure 23). Les zones d'activité, les zones de loisirs et la forêt, de surfaces comparables, représentent respectivement 18%, 13% et 19% du paysage. Les cimetières et les friches sont les milieux les moins représentés avec des surfaces égales à 6% et 8% de la surface disponible pour la population étudiée.

L'analyse de sélection d'habitat de la population vulpine urbaine ne montre pas de préférence significative pour un habitat particulier ($\lambda=0,01$; $p=0,082$). Le diagramme des valeurs propres montre que les deux premiers axes portent 86,7% de l'inertie totale (Figure 24a). Une interprétation sur deux axes factoriels est donc raisonnable. La carte factorielle (Figure 24b) montre également que la population étudiée ne présente pas une préférence d'habitat particulière. L'axe factoriel n°2

représente un gradient d'occupation humaine avec les friches, cimetières, zones de loisirs et forêts qui correspondent à des surfaces avec peu de bâti à contrario des zones d'activité et des résidences. Les analyses indiquent des préférences dépendantes de l'individu avec deux grands sous types : ceux qui exploitent préférentiellement les zones habitées (M3 et M5) et ceux qui exploitent préférentiellement les zones sans occupation humaine (F2a, F2b, M4, M6 et M7).

La femelle M2, qui a été suivie sur deux périodes différentes présente la même préférence pour le milieu friche avec cependant une plus forte préférence lors du premier suivi (F2a) que lors du deuxième (F2b). L'individu M7 présente une sélection importante du milieu cimetière. Les friches et le cimetière sont donc les types de milieux les plus fortement sélectionnés dans la population étudiée.

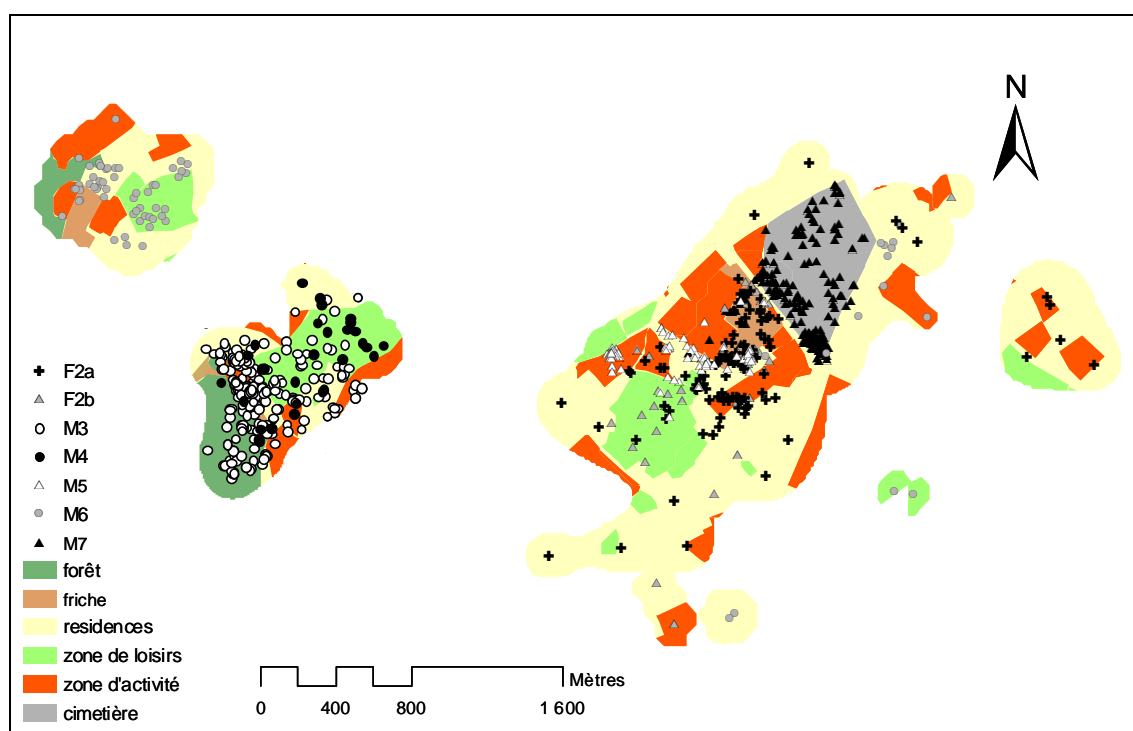
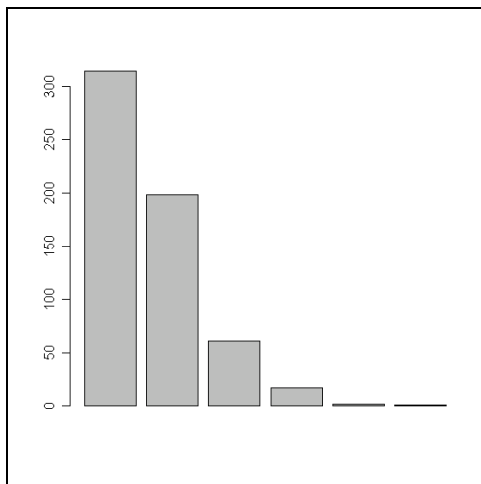


Figure 23: Distribution des localisations nocturnes des sept renards urbains dans les types de milieu considérés.

a)



b)

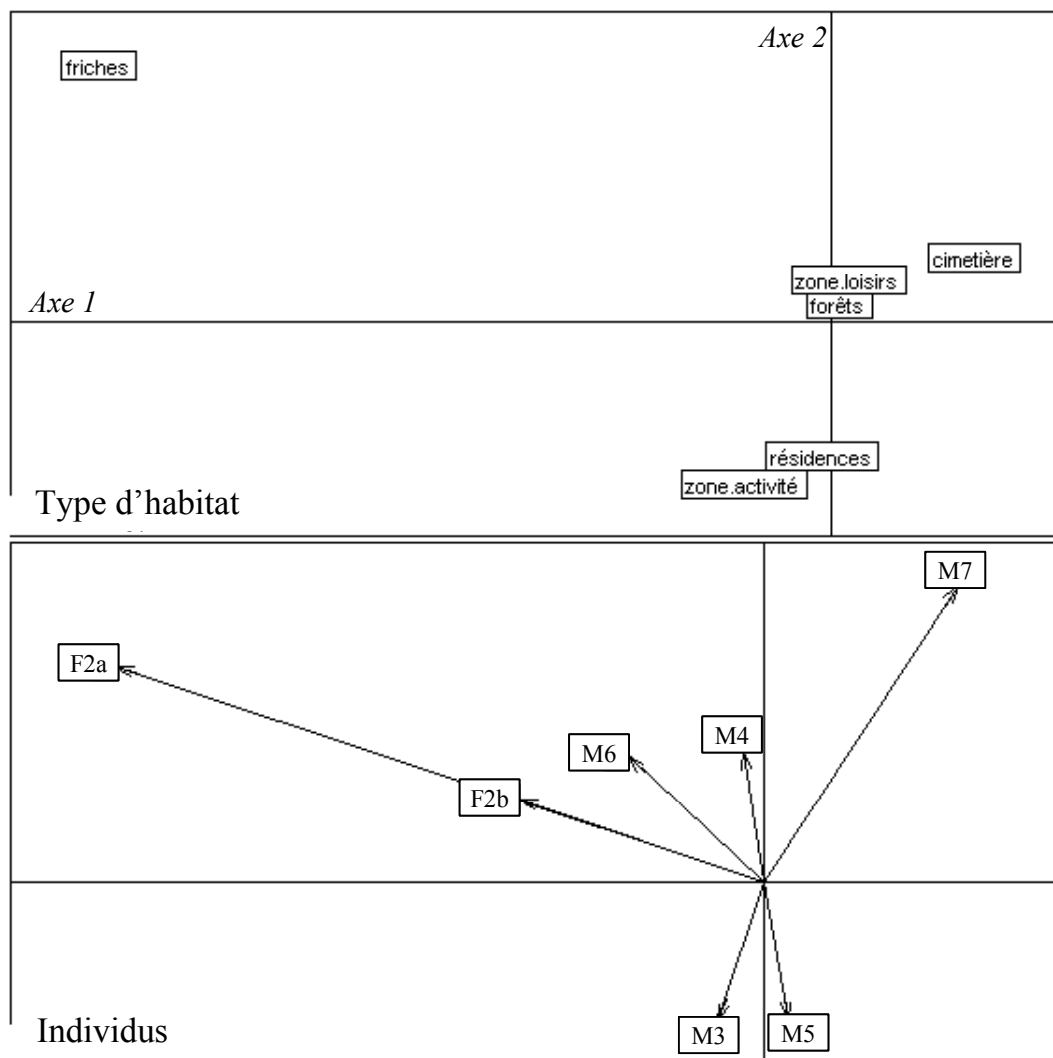


Figure 24: Analyse de sélection d'habitat des individus urbains. a) Diagramme des valeurs propres. b) Carte factorielle.

F.2.3. Trajectoires nocturnes

Cinq individus (M1, F2, M3, M5, M6) ont été équipés de colliers programmés pour faire un point toutes les 15 minutes, un jour par semaine. Quatre individus (F2, M4, M7, M8) ont été équipés de colliers à correction différentielle programmés pour faire un point toutes les cinq minutes, un jour par semaine. Au total, 39 trajectoires avec un point toutes les 15 minutes (2262 points) et 30 trajectoires avec un point toutes les cinq minutes (3708 points) ont été enregistrées (Figure 25).

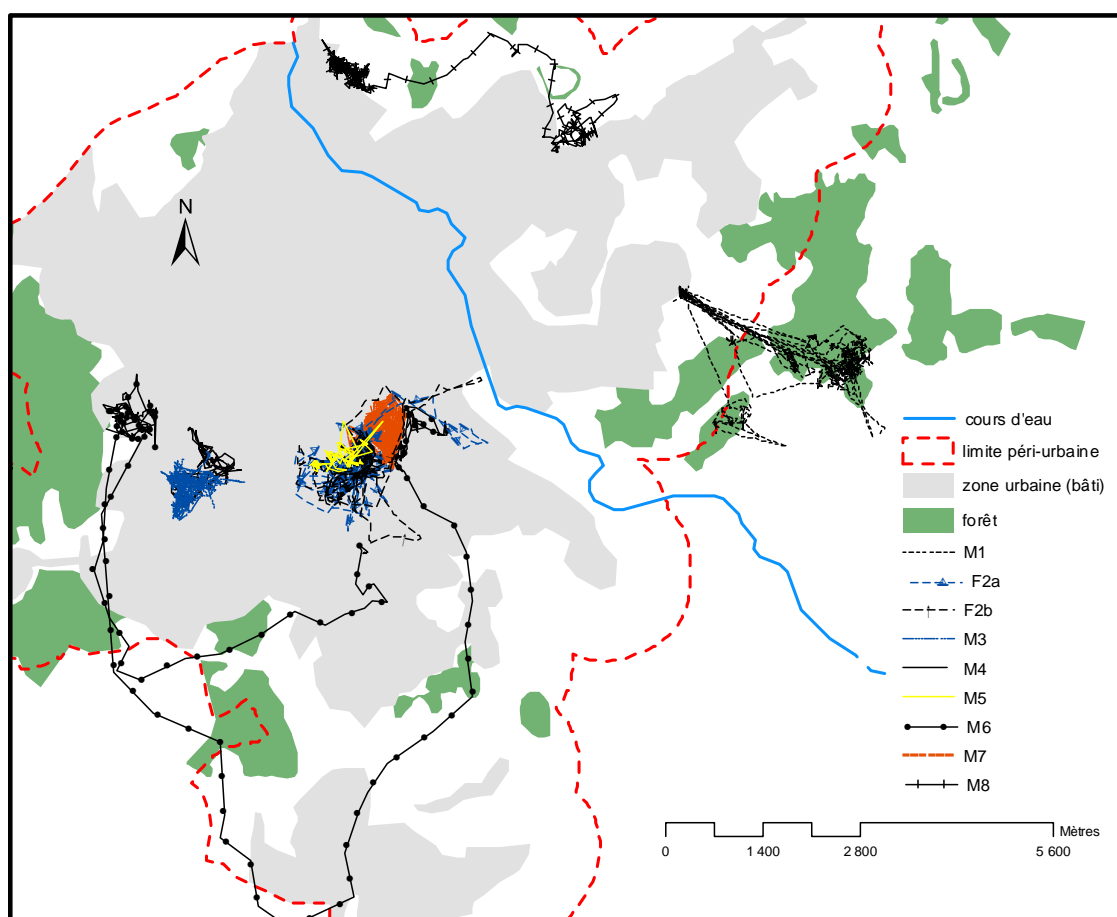


Figure 25: Ensemble des trajectoires obtenues à partir de l'équipement des renards par les colliers GPS.

Les individus M6 et M8, subadultes, présentent des trajectoires linéaires qui contournent l'environnement urbain (Figure 26 et 27). Ces deux individus, parmi la population étudiée, sont ceux qui se sont déplacés sur les plus grandes distances. Ils circulent ainsi entre deux sites principaux qu'ils exploitent en alternance (trois allers-retours en décembre pour M6 et deux allers-retours pour M8 en février). Alors que M6 transite entre des friches et des espaces très urbanisés, M8 réalise des allers - retours entre deux secteurs présentant le même type de zones de jardins.

L'individu M1, adulte, a réalisé des allers-retours quotidiens entre une forêt où se situaient ses gîtes diurnes et la périphérie de la zone bâtie (Figure 28 et 29). Il y exploitait particulièrement une ferme dont le propriétaire possédait de la volaille et des bovins.

Les autres individus exclusivement urbains évoluent sur de petits espaces, les intervalles de prise de points de 15 minutes se sont donc avérés trop larges pour donner une bonne représentation des trajectoires (Figure 30). Certains individus ne parcourent qu'un seul type de milieu, comme M7 qui, sur huit parcours enregistrés, n'a exploité que deux fois un environnement extérieur au cimetière (Figure 31). L'individu M4 a réalisé des parcours présentant de fortes similarités et exploitant successivement un parc, des résidences et des terrains de sports (Figure 32). L'individu F2b, exploitant régulièrement un parc et une friche, est l'animal urbain qui s'est déplacé sur de plus grandes distances en utilisant les bords de routes ou les voies ferrées (Figure 33).

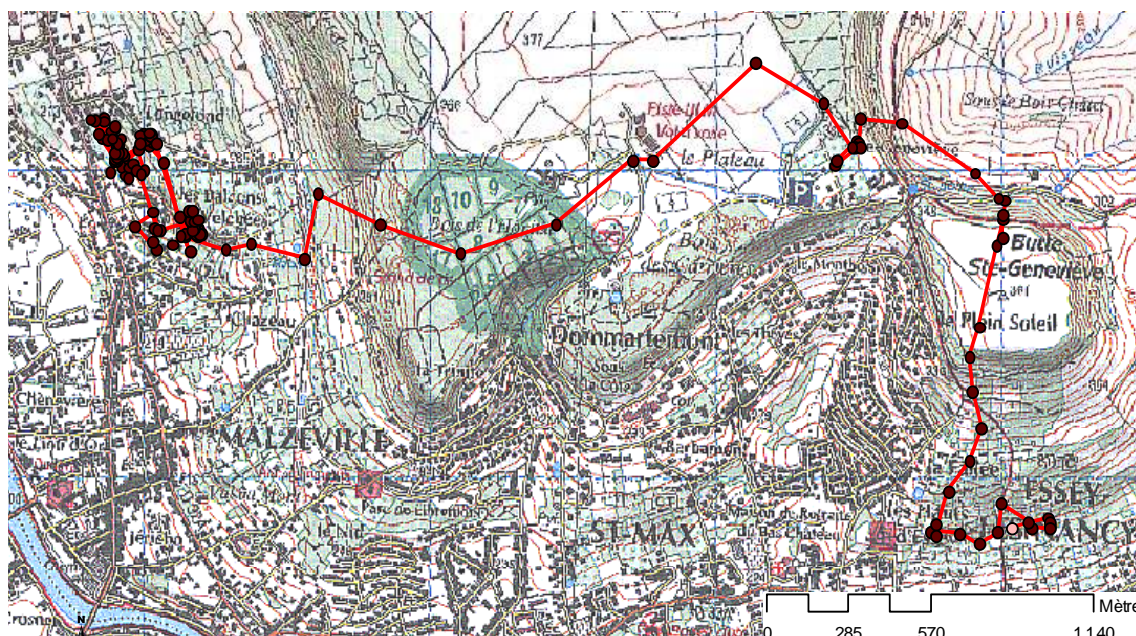


Figure 26: Trajectoire réalisée par l'individu M8 (intervalles de 5 minutes).

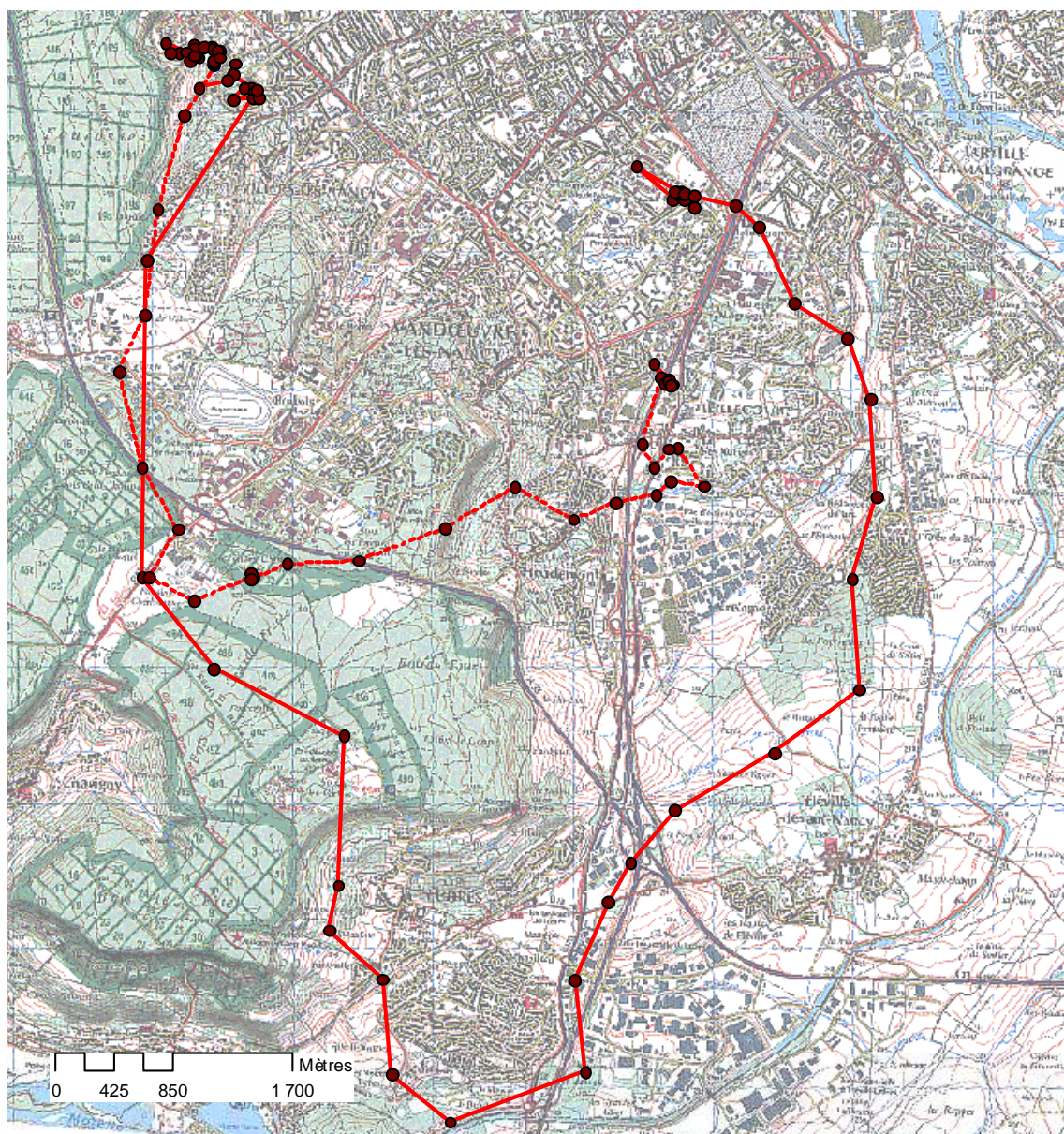


Figure 27: Deux trajectoires réalisées à 4 semaines d'intervalles par l'individu M6 (un point toutes les 15 minutes).

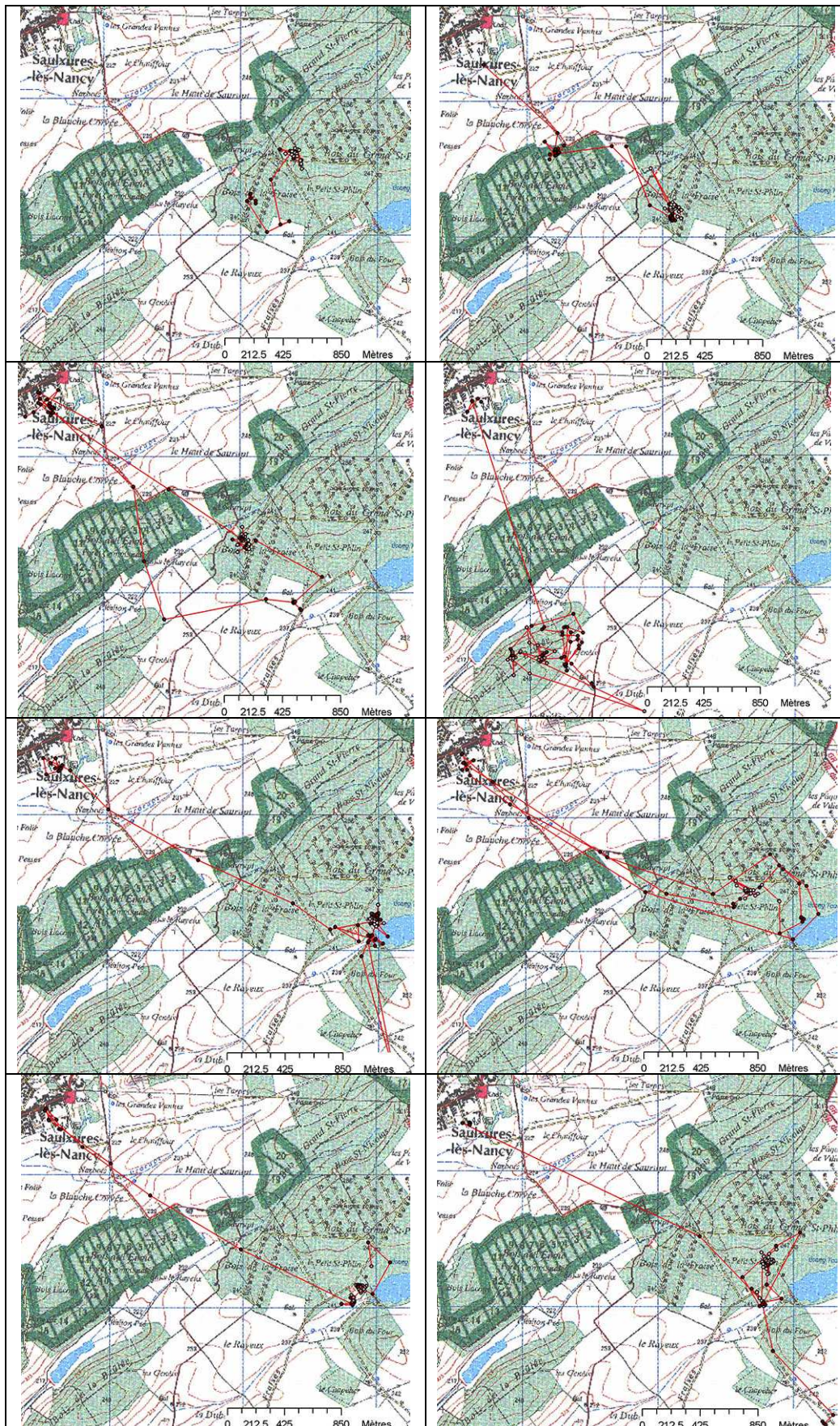


Figure 28: Trajectoires réalisées par l'individu M1 à intervalles d'une semaine (un point toutes les 15 minutes).

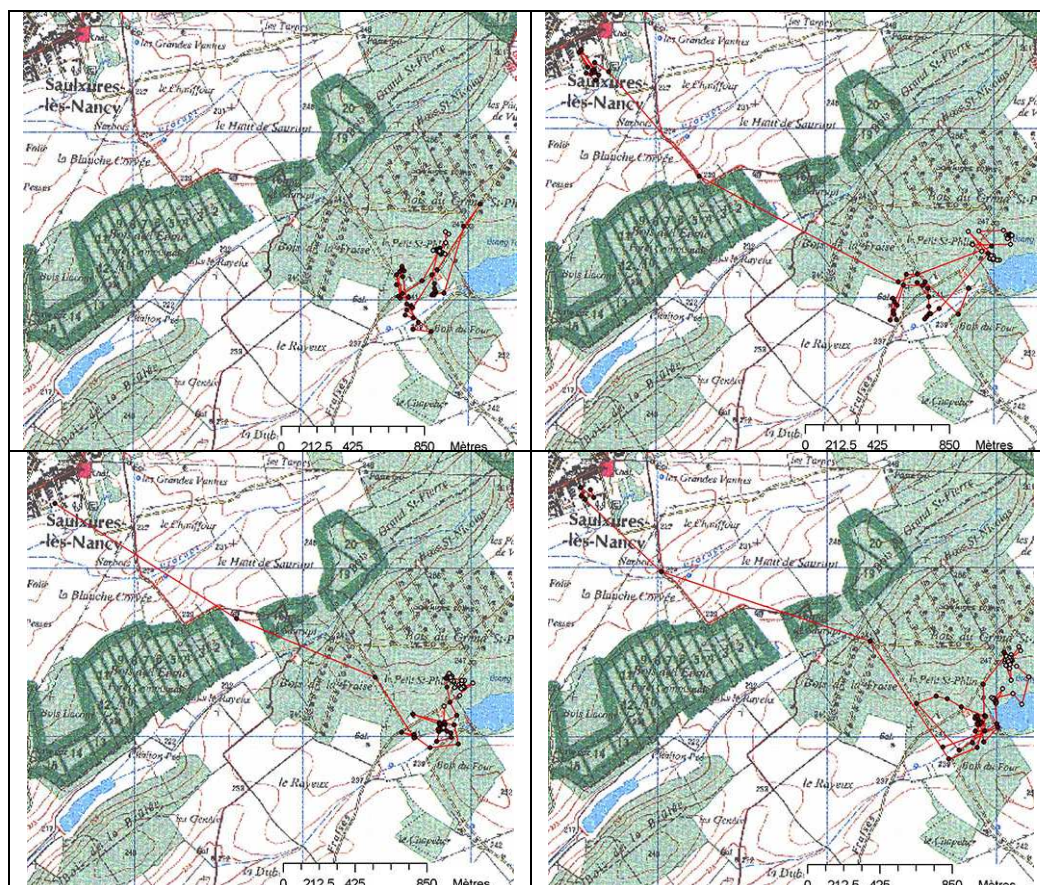


Figure 29: Trajectoires réalisées par l'individu M1 à intervalles d'une semaine (un point toutes les 15 minutes) (suite).

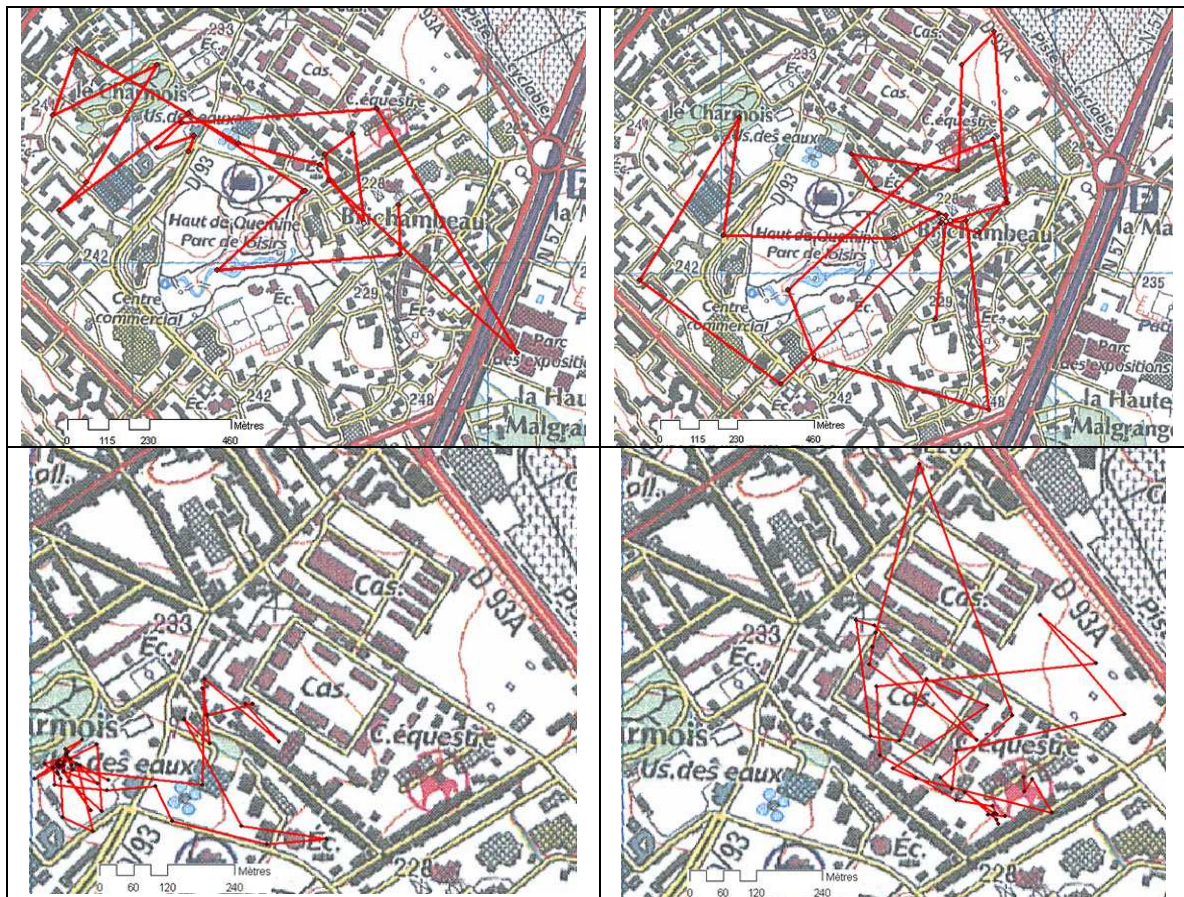


Figure 30: Exemple de trajectoires de renards urbains estimées à partir d'intervalles de 15 minutes. a= F2a ; b=M5.

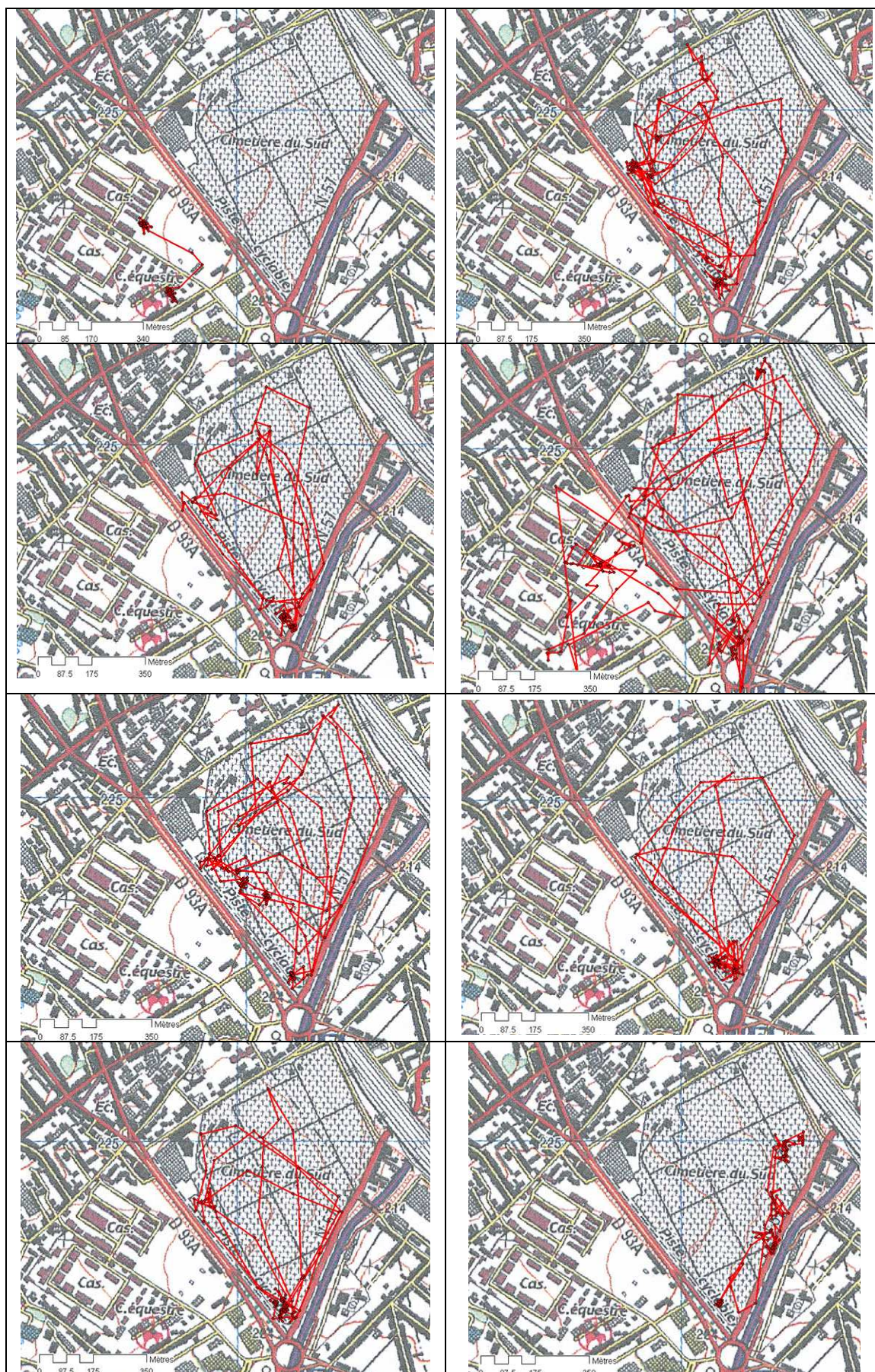


Figure 31: Trajectoires réalisées par l'individu M6 à intervalles d'une semaine (un point toutes les 5 minutes).

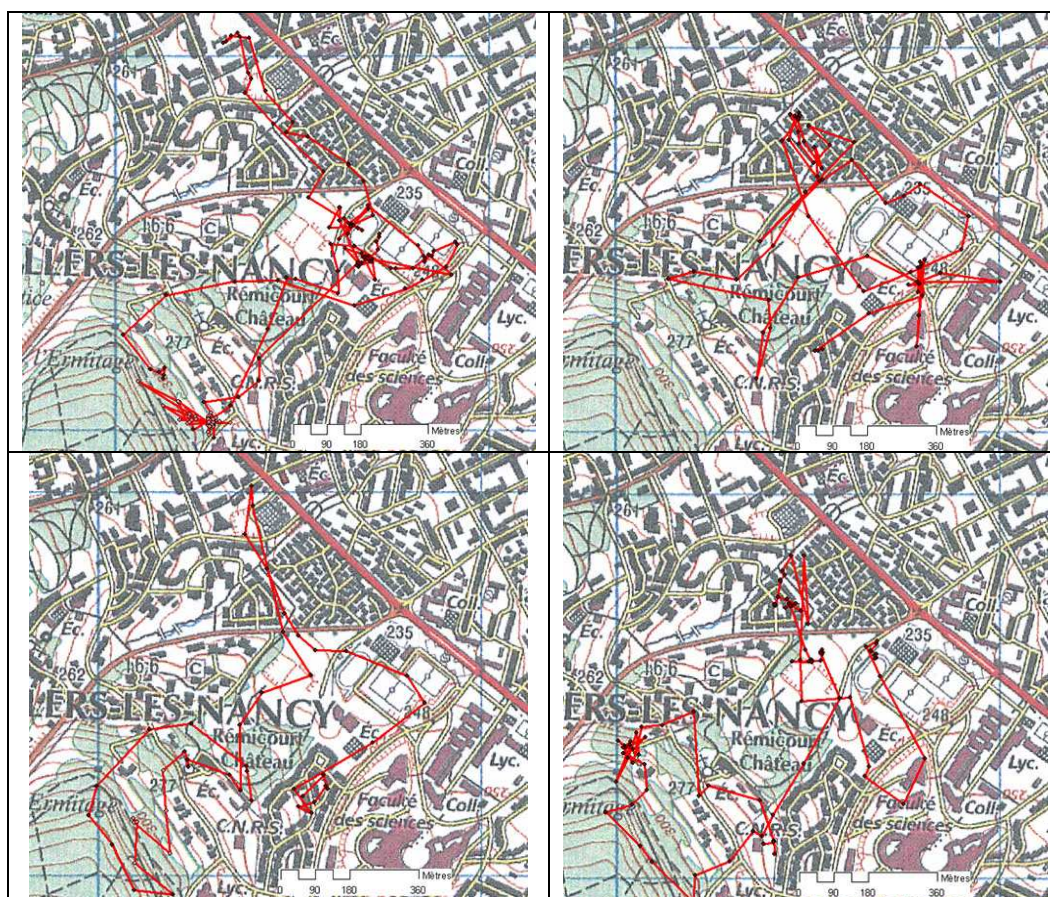


Figure 32: Trajectoires réalisées par l'individu M4 à intervalles d'une semaine (un point toutes les 5 minutes).

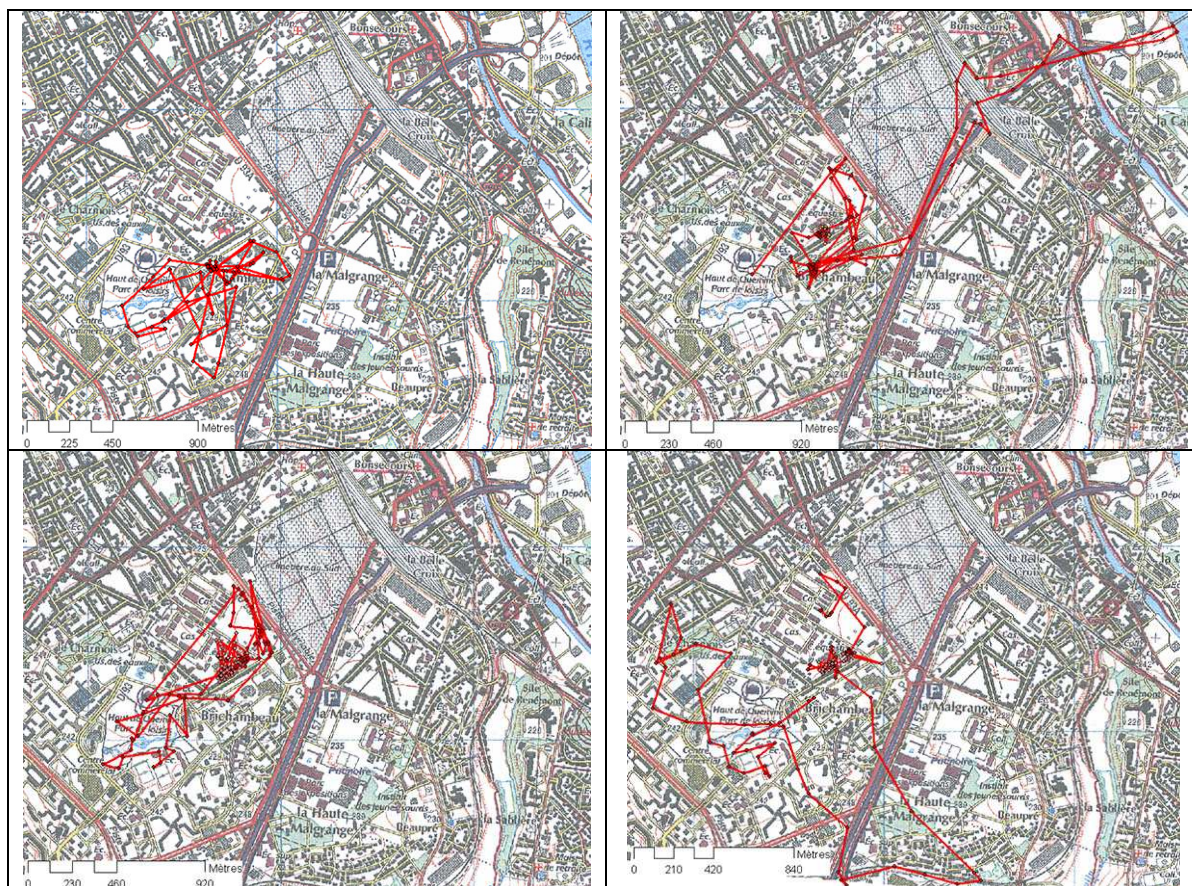


Figure 33: Trajectoires réalisées par l'individu F2b à intervalles d'une semaine (un point toutes les 5 minutes).

Les distances parcourues lors des trajectoires varient en fonction de l'individu ($F=3,82$; $p=0,001$) mais ne diffèrent pas selon le sexe ($F=0,064$; $p=0,801$) (Tableau 19). Les adultes et les subadultes parcourent des distances comparables ($F=1,58$; $p=0,213$) et les distances parcourues par les individus péri-urbains ne diffèrent pas de celles parcourues par les individus urbains ($F=3,82$; $p=0,090$).

Tableau 19: Distances parcourues lors des trajectoires réalisées par les renards équipés de colliers GPS de janvier 2006 à avril 2007 dans l'agglomération de Nancy. dist.= distance en mètres.Min : minimum.Max : maximum.

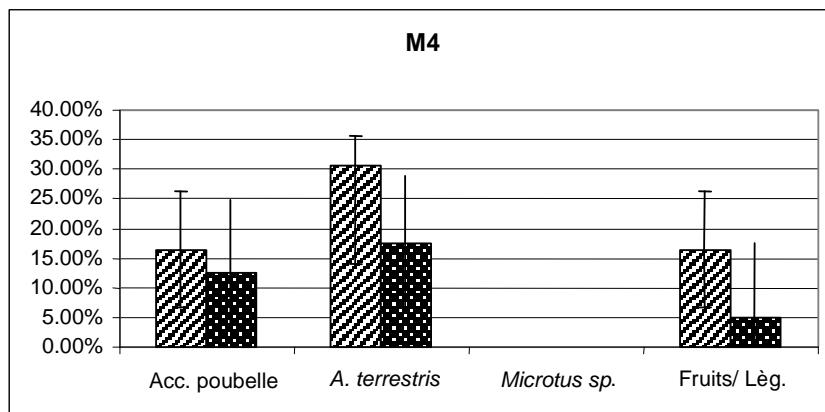
	n trajets	dist.		
		Moyenne	dist. Max	dist. Min
M1	13	7295,52	11771,44	2574,60
F2a	11	5164,26	8061,55	2415,03
F2b	5	10292,22	13062,83	7327,94
M3	11	4540,45	6052,05	2168,53
M4	4	6056,39	8250,33	4400,49
M5	4	2969,60	4481,88	1471,21
M6	5	9001,13	19027,11	3466,56
M7	8	8285,21	15797,86	1846,23
M8	8	6724,66	10379,78	3690,15
Femelles	16	6766,75	13062,83	2415,03
Mâles	53	6527,84	19027,11	1471,21
Adultes	42	6994,03	15797,86	1846,23
Subadultes	37	5981,72	19027,11	1471,21
Péri-urbains	26	7447,87	19027,11	2574,60
Urbains	43	6060,43	15797,86	1471,21
Total	69	6703,27	19027,11	1471,21

F.2.4. Ressource alimentaire des sites attractifs

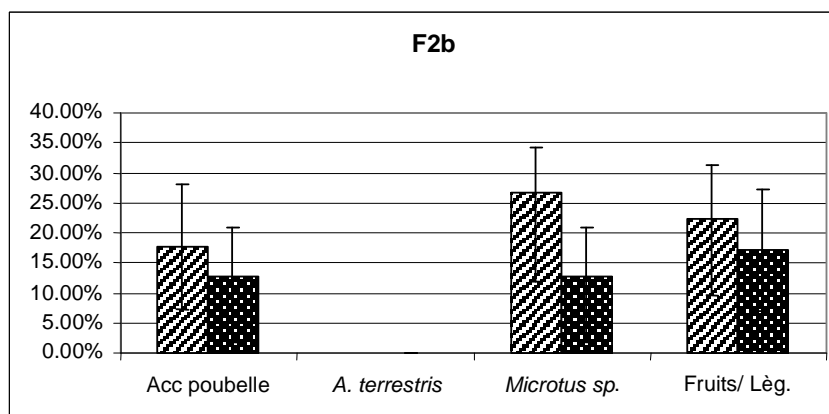
L'analyse des parcours avec des intervalles de 5 minutes des individus urbains a mis en évidence 69 sites où les individus sont restés plus de 5 minutes (22 pour M4, 28 pour M7 et 19 pour F2b). La comparaison des ressources disponibles entre les sites exploités plus de 5 minutes et ceux exploités moins de 5 minutes n'a pas permis de mettre en évidence une différence significative dans la sélection des sites (Figure 34 a,b,c). La disponibilité en ressource varie selon les individus. Dans 17 % des sites occupés par M4 plus de 5 minutes, on remarque la présence d'*A. terrestris* contre 2 % pour M7 et 0 % pour F2b. *Microtus sp.* n'était pas disponible pour M4 alors qu'il était présent sur 11% des sites de F2b et M7. Les poubelles accessibles sont le seul type de ressource alimentaire disponible pour tous et dans des proportions comparables (présent sur

12,5% des sites fréquentés par M4 ; présent sur 12,5% des sites fréquentés par F2b et 11,11% des sites fréquentés par M7).

a)



b)



c)

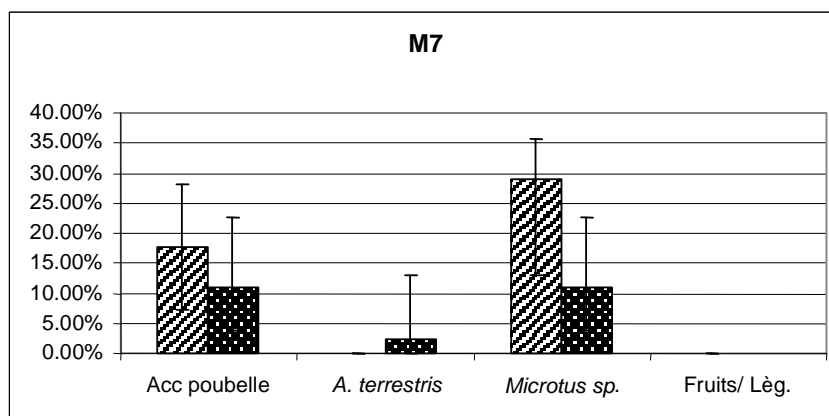


Figure 34: Pourcentage des sites dans lesquels les renards suivis ont passés plus de 5 minutes (zébré) ou moins de 5 minutes (pointillé) en fonction du type de ressource disponible sur ces sites.

F.3. Discussion

F.3.1. Succès de capture et re-capture

L'étude par suivi télémétrique repose en grande partie sur la capture et recapture des renards roux. De grandes difficultés de recaptures des individus équipés ont été rencontrées. En effet, le succès de capture, selon le type de piège, varie généralement de 0,003 à 0,125 captures par nuit-piège (Meek et al. 1995, Travaini et al. 1996, Kay et al. 2000, Baker et al. 2001). Dans notre étude la recapture d'un individu déjà équipé a nécessité 100 à 883 nuits-pièges, soit un succès de capture de 0,001 à 0,01 capture par nuit-piège, ce qui est un score relativement bas. La première capture d'un individu et son équipement par un collier GPS, malgré les précautions prises, pourraient être vécus par l'animal comme un événement traumatisant et rendre l'individu beaucoup plus méfiant et donc plus difficile à capturer. L'utilisation de système drop-off en fin d'étude, détachant le collier à un temps prédéfini, s'est avéré efficace et a largement allégé les contraintes méthodologiques du protocole.

L'échantillon de renards roux étudié est représenté par une femelle et sept mâles, le sexe ratio des individus capturés puis équipés est donc largement en faveur des mâles (1:0,14 ; n=8). Ces résultats suggèrent, soit une structure de la population en faveur des mâles, soit un mode de piégeage qui favoriserait la capture des mâles. Le fait que le sexe ratio des cadavres récoltés de la zone d'étude (Partie I) soit équilibré (1:0,8 ; n=159) tend à valider la seconde hypothèse ce qui nécessiterait cependant confirmation. En effet, les études du biais lié au sexe sur le succès de piégeage montrent des résultats discordants. Alors que Kay et al. (2000) présentent un surnombre de mâles, et que Henry et al. (2005) ont capturés un nombre plus important de femelles, Baker et al. (2001) et Bubela et al. (1998) n'ont pas observé de différences dans la probabilité de capture entre mâles et femelles.

F.3.2. Superficie des domaines vitaux

La superficie des domaines vitaux, estimée par méthode kernel, varie de 57 à 243 ha selon les individus. Ces variations au sein d'une même population sont très fréquentes chez le renard roux et ceci quel que soit le type de milieu considéré (Voigt et Macdonald 1984). La superficie des domaines vitaux des individus péri-urbains

n'apparaît pas différente de celle des individus urbains. Des études précédentes suggèrent une superficie des domaines vitaux urbains réduite par rapport à celle des domaines vitaux ruraux, principalement à cause de la grande disponibilité en nourriture pour le renard roux dans les milieux anthropisés (Deplazes et al. 2002). Nous ne pouvons pas exclure que l'absence de différence observée sur notre secteur soit simplement le fait d'un effectif trop faible pour la démontrer. Sur le secteur de l'agglomération de Nancy, la superficie moyenne des domaines vitaux péri-urbains (173 hectares) est inférieure à celle relevée pour d'autres études en milieu rural lorrain (358 ha : Artois et al. 1990 , 200 ha : Poulle et al. 1994) mais supérieure à 100 ha, superficie moyenne relevée lors d'une étude récente réalisée dans les Ardennes (Henry et al. 2005). La superficie moyenne de 99 hectares des domaines vitaux des renards urbains de Nancy se situe entre les valeurs de Bristol (45,4 ha : Harris 1980 et 29,5 ha : Saunders et al. 1993), Melbourne (entre 11,5 et 45,8 ha : Marks and Bloomfield 2006), Oxford (38,8 ha : Doncaster 1991), Zürich (35 ha : Deplazes et al. 2002) Toronto au Canada (52 ha : Adkins and Stott 1998) et celle de Londres (165 ha : Trehwella et al. 1988) et Edimbourg (150 ha : Kolb 1984). La comparaison des superficies des domaines vitaux des renards, dans différents environnements, donne une indication de leur productivité relative en ressource alimentaire (Saunders et al. 1993). Les résultats suggèrent donc que la disponibilité des ressources de la zone d'étude est élevée et du même ordre de grandeur que celle rencontrée à Londres et Edimbourg mais inférieure à celles de Oxford, Zürich, Melbourne et Toronto. Sur le territoire de l'agglomération de Nancy, la superficie des domaines vitaux des renards roux n'est pas apparue liée au sexe, comme dans la majorité des études (Cavallini 1992, Poulle et al. 1994, Meia et Weber 1995, Henry et al. 2005), bien que de telles relations aient déjà été mises en évidence par White et al. (1996) avec des domaines vitaux plus larges pour les mâles que pour les femelles. Sur la population étudiée, les individus adultes et subadultes ne présentent pas de différences de superficie des domaines vitaux, ce qui est en concordance avec les résultats présentés par Woolard et Harris (1990) et Meia et Weber (1995).

F.3.3. Utilisation de l'habitat

Nos résultats ont montré que le mode de sélection de l'habitat dépend des individus et est donc non généralisable à l'ensemble de la population étudiée. Deux modes de sélection ont pu être distingués: un comportement d'évitement des zones à occupation

humaine et un comportement inverse favorisant les zones à occupation humaine. Ainsi, au sein de Nancy, différents degrés d'accommodation du renard à l'Homme coexistent. Les friches sont le type de milieu qui a le plus fortement été sélectionné. Le renard urbain présente généralement une sélection des habitats où les densités humaine sont faibles (Harris et Rayner 1986). Il sélectionne plus spécifiquement les fonds des jardins (Saunders et al. 1997, Newman et al. 2003), les zones boisées ou en friches (Adkins et Stott 1998). Sur le secteur de Nancy, il paraît difficile d'identifier un milieu à fort risque de présence du renard roux vu l'importance des différences inter-individuelles. En effet, tous les types de milieux étudiés (parcs, terrains de sport, zones d'activités, résidences, cimetière, forêts) sont exploités par au moins un individu. La majorité de la charge parasitaire d'une population étant portée par un seul renard, le comportement de l'individu aurait donc une influence déterminante sur le risque de transmission à l'Homme. En effet, un renard fortement parasité sélectionnant les sites à forte présence humaine pourrait constituer un risque épidémiologique supérieur à un renard qui évite la présence humaine.

F.3.4. Parcours nocturnes et composition des sites attractifs

La distance moyenne parcourue par les individus lors des trajectoires nocturnes est de 6,7 km avec un maximum de 19 km réalisé par un mâle subadulte. Ces données sont en concordance avec les résultats de Adkins et Scott (1998) et Cavallini (1996) (6km par nuit) et sont supérieures aux 4 km de moyenne par nuit observées par Doncaster et Macdonald (1997) et Blanco (1986). Bien que la distance moyenne parcourue par les subadultes et les adultes ne diffère pas, la surface totale explorée pendant la nuit a été maximale chez deux mâles subadultes vivant entre la zone urbaine et péri-urbaine. De longs parcours autour de la ville ont été réalisés plusieurs fois, à la limite du bâti, afin de réaliser des allers-retours entre deux sites diurnes différents. Ces allées et venues de mâles subadultes entre deux sites, pouvant durer jusqu'au début de l'hiver, correspondent à un des modèles de dispersion de juvéniles décrit par Mulder (1985). Cependant, ces trajectoires, réalisées en novembre-décembre et février-mars, peuvent paraître comme des périodes tardives pour la dispersion des juvéniles. L'autopsie d'un des deux individus a révélé un parasitisme par *E. multilocularis*. Cet individu a donc potentiellement dispersé le parasite sur son parcours et donc sur un large espace. Il n'est pas possible de déterminer si cet individu s'est infecté en milieu urbain ou à l'extérieur

de la ville mais l'importance du rôle de tels individus dans la dispersion du parasite doit être précisée.

Un adulte mâle péri-urbain a effectué des allers-retours quotidiens entre un massif forestier et des habitations situées en périphérie de la ville. Les habitations humaines peuvent donc représenter une réelle attractivité pour le renard roux et ainsi attirer des individus du milieu rural, plus susceptibles d'être porteurs du parasite que les individus urbains. Les renards ruraux peuvent donc constituer un réel risque de contamination environnementale pour les populations de la périphérie de la ville. En milieu urbain, les bords de routes, voies ferrées et cours d'eau ont été utilisés comme corridors lors de rapides déplacements linéaires entre différents sites. Ces observations ont déjà été reportées par Kolb (1984) et Adkins et Stott (1998). La configuration des voies d'une ville pourrait donc informer quant à la probabilité de dispersion des renards roux.

Les déplacements des renards roux sont généralement caractérisés par des déplacements en zigzags (Blanco 1986, Meia et Weber 1995) et reflètent un comportement de recherche de nourriture avec succès de capture alors que les déplacements linéaires sont synonymes de captures rares (Macdonald 1980). L'étude de la disponibilité en ressource, à l'intérieur des domaines vitaux des individus, a montré une forte variabilité entre individus de la ressource disponible. En effet, certains renards n'ont aucune disponibilité en *A. terrestris* alors que d'autres n'ont aucune disponibilité en *Microtus sp.* Pour l'ensemble des animaux, les sites à rongeurs étaient les plus exploités. Pour chaque animal étudié, les sites fréquentés n'étaient caractérisés que par la présence d'une seule des deux espèces de rongeurs pris en compte (soit *Microtus sp.*, soit *A. terrestris*), sauf pour un individu où les sites présentaient 2% d' *A. terrestris* et 11% de *Microtus sp.*. L'analyse de la composition en ressource disponible des sites utilisés plus de 5 minutes lors des trajectoires nocturnes n'a pas permis de mettre en évidence une sélection significative de sites basée sur une ressource alimentaire particulière. Les résultats montrent que, au sein du territoire des renards urbains étudiés, la contamination vulpine est possible puisque chaque individu exploite des sites à présence d'hôtes intermédiaires. Cependant, si ces résultats mesurent le temps que l'animal passe sur le site, ils ne sont pas le reflet exact de la recherche de nourriture puisque le renard roux peut réaliser des temps de repos lors de ces parcours nocturnes. L'association de ces données à la mesure de l'activité (mobile/immobile) permettrait probablement de supprimer ce biais et de préciser les résultats.

G. DISCUSSION GENERALE

La mise en évidence du parasite *E. multilocularis* dans les milieux urbanisés a soulevé une nouvelle problématique sanitaire relative à l'augmentation du risque de transmission de la parasitose à l'Homme. Le but de cette thèse était d'apporter des informations quant au mode de fonctionnement du cycle parasitaire dans les milieux urbanisés et ainsi d'optimiser la mise en place de stratégies de lutte et de prévention de la parasitose. La synthèse des résultats sera présentée à partir du schéma qui résume les facteurs abordés lors de ce mémoire (Figure 35):

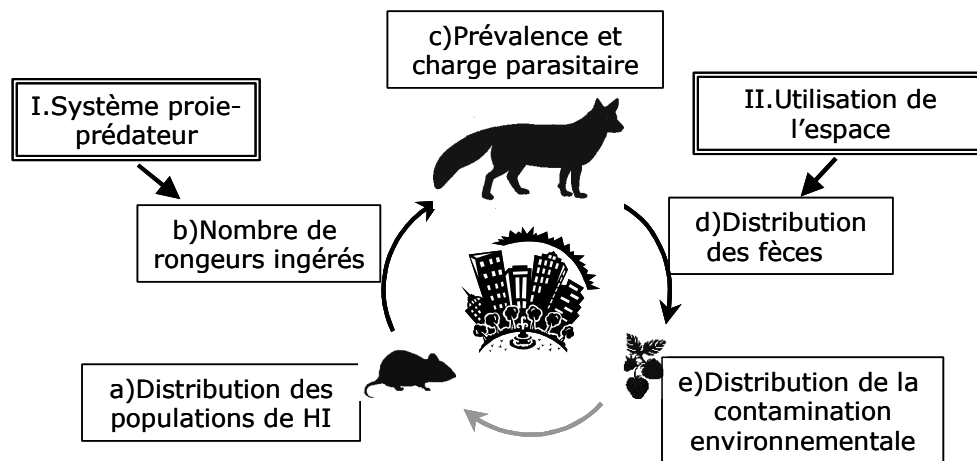


Figure 35: Thématiques d'étude abordées dans ce mémoire.

G.1. Infection du renard roux

Le fonctionnement du cycle parasitaire en milieu urbanisé a été étudié en abordant la problématique du **système proie-prédateur** qui régule une partie du filtre de rencontre. La distribution des populations hôtes intermédiaires ainsi que le comportement alimentaire du renard roux conditionnent le nombre de rongeurs ingérés et influent donc sur l'infection vulpine.

G.1.1. Prévalences vulpines (Figure 35 c)

L'étude du niveau d'infection des populations vulpines a permis de comparer le statut parasitaire du renard en milieu urbain, périurbain et rural et de donner ainsi un aperçu

du rendement du cycle parasitaire pour chaque niveau d'urbanisation. Le parasitisme du renard roux a été mis en évidence en milieu urbain et un gradient d'infection décroissant a été observé du milieu rural (44%) au milieu urbain (5%). La probabilité de présence du parasite chez un renard roux est donc environ dix fois plus faible en milieu urbain qu'en milieu rural. L'analyse de l'influence des facteurs environnementaux sur le portage du parasite n'a pas permis de mettre en évidence un effet de la saison, du sexe ou de l'âge du renard sur le parasitisme. Des études suisses ont montré une fréquence de parasitisme urbain plus importante chez les jeunes mâles juvéniles. Les quelques renards urbains positifs de la zone d'étude étaient également des mâles âgés de moins d'un an. Or, le suivi télémétrique d'individus appartenant à cette classe d'âge a montré des déplacements de grande amplitude avec exploitation à la fois du milieu rural et du milieu urbain. Il n'est donc pas exclu que la présence de cas positifs en milieu urbain soit une conséquence de l'intrusion de jeunes mâles initialement infectés à l'extérieur de la ville. L'existence même d'un cycle entretenu exclusivement en milieu urbain n'est donc pas certifiée dans notre étude.

G.1.2. Disponibilité en hôtes intermédiaires (Figure 35 a)

Le suivi des populations de *Microtus sp.* a montré que les densités de population de cet hôte intermédiaire étaient dépendantes du type de milieu considéré (à niveau de perception d'une parcelle) et non du niveau d'urbanisation. Les populations de *Microtus sp.* de la zone urbaine de la CUGN sont principalement limitées aux friches et peuvent atteindre localement des densités supérieures à celles des prairies de la zone rurale. *A. terrestris* est beaucoup moins abondante que *Microtus sp.* en milieu rural et reste une espèce plus ubiquiste. Répartie en taches, elle peut s'installer dans tout type de milieu et même dans certains parcs.

G.1.3. Utilisation de la ressource disponible par le renard roux (Figure 35 I)

L'utilisation de la ressource disponible a mis en évidence, à l'échelle de la zone d'étude, que *Microtus sp.* est consommé même lorsqu'il est présent à faible densité. *A. terrestris* est consommé en fonction de sa disponibilité en milieu péri-urbain. En milieu rural, *Microtus sp.* est le rongeur le plus représenté dans le régime alimentaire et pourrait donc

être le principal hôte intermédiaire dans ce milieu, comme cela a déjà été évoqué en Lorraine dans des études précédentes (Artois et al. 1986). En milieu urbain, la situation est moins tranchée puisque *Microtus sp.* est aussi fréquent dans le régime qu'*A. terrestris*. Le suivi télémétrique de renards urbains a montré une large différence dans les disponibilités en *A. terrestris* et *Microtus sp.* selon les domaines vitaux individuels. Certains individus n'ont aucun accès aux *Microtus* alors que d'autres n'ont aucune disponibilité en *A. terrestris*. Cette distribution des ressources très hétérogène et cantonnée à certains milieux (notamment aux friches pour *Microtus*) pourrait expliquer que, à l'échelle de la population urbaine, les deux espèces de rongeurs soient exploitées.

G.1.4. Variations de régime alimentaire (Figure 35 b)

Le régime alimentaire du renard roux varie selon le niveau d'urbanisation. Par rapport aux renards urbains, les renards ruraux consomment plus fréquemment les espèces hôtes intermédiaires du parasite (*Microtus sp.* et *A. terrestris*). En effet, les renards urbains ont un régime alimentaire composé en partie des détritits et des aliments d'animaux domestiques mis à disposition par l'Homme. La différence de consommation d'hôtes intermédiaires pourrait expliquer les différences de prévalence observées entre renards ruraux et renards urbains mais ce lien n'a pu être mis en évidence lors de cette étude soit car il n'existe effectivement pas, soit par ce qu'il n'a pu être mis en évidence du fait d'un manque de puissance statistique due à l'effectif de l'échantillon testé.

G.2. Dispersion du parasite par le renard roux

Les modalités de dispersion du parasite par le renard roux ont été abordées en étudiant l'**utilisation de l'espace** par le renard roux en milieu urbain ainsi que la distribution des fèces dans l'environnement.

G.2.1. Biomasse parasitaire (Figure 35 c)

La biomasse parasitaire s'est avérée très agrégée avec, à titre d'exemple, un individu juvénile péri-urbain représentant à lui seul 80% de la charge parasitaire totale de l'étude. La contamination environnementale est donc principalement assurée par un ou quelques individus. Ainsi, les prévalences vulpines pourraient ne pas être un bon reflet de la

contamination environnementale, puisque la majorité des renards infectés ne représentent qu'une faible proportion de la biomasse parasitaire et donc du risque de contamination de l'environnement. Le comportement d'un individu fortement parasité, la superficie de son domaine vital, l'amplitude et la localisation de ses déplacements, ainsi que le lieu de dépôt de ses fèces pourraient donc conditionner la distribution de la majorité des fèces infectantes.

G.2.2. Densités de fèces et contamination de l'environnement (Figure 35 d et e)

Les densités de fèces sont corrélées aux densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* quel que soit le niveau d'urbanisation. Ceci met en évidence que toutes les conditions sont réunies pour entretenir un cycle parasitaire. Seule la moindre fréquence de consommation de campagnols par les renards urbains due à une moins grande disponibilité, paraît être un frein à l'établissement ou à l'entretien du cycle parasitaire en milieu urbain. A niveau de perception de la zone d'étude, la distribution du statut infectieux des fèces montre un gradient urbain-rural comparable à celui observé lors de l'analyse parasitaire des cadavres de renard roux. Les valeurs de densités optiques de fèces sont apparues négativement corrélées aux densités d'*A. terrestris*, ce qui tend à soutenir l'hypothèse du moindre risque de contamination de cette espèce sur notre zone d'étude.

G.2.3. Utilisation de l'espace urbain par le renard roux (Figure 35 II)

Les résultats de l'utilisation de l'espace de sept individus urbains et deux péri-urbains témoignent de la forte capacité d'accommodation de l'espèce *Vulpes vulpes*. En effet, il est apparu que cinq des sept individus capturés dans la zone urbaine évoluaient exclusivement en milieu urbanisé. Des allers et retours de renards périurbains jusqu'aux premières habitations de la zone urbaine ont régulièrement été observés. L'attractivité des habitations introduit un réel risque de contamination des zones pavillonnaires de la limite extérieure de la ville, au vu du taux d'infection des renards péri-urbains (32%) susceptibles de déféquer aux abords de ces zones pavillonnaires. Les milieux préférentiellement occupés la nuit par les renards urbains sont très variables d'un

individu à l'autre. Tout espace (résidences, zones industrielles et écoles, parcs, etc...) est susceptible d'être visité par l'espèce. Deux schémas comportementaux sont apparus lors de l'étude. Certains individus occupent préférentiellement les zones à forte occupation humaine (résidences, zones d'activités) alors que d'autres préfèrent les zones peu occupées par l'Homme (zones de loisirs, friches, cimetières, forêt). Ainsi, un animal qui aurait un comportement d'évitement des zones fortement occupées par l'homme choisirait plutôt des milieux comme les friches s'il y a en sur son domaine vital. Ces milieux sont riches en *Microtus sp.* qui sont des sources potentielles d'infection du renard roux. Hypothétiquement, on pourrait supposer qu'une fois contaminé, ce type d'individu qui évite l'Homme disperserait préférentiellement les œufs du parasite dans des milieux faiblement occupés par l'Homme. Pour les renards roux qui occupent préférentiellement les zones avec une présence humaine importante, l'hôte définitif aurait alors une plus grande probabilité d'infection par *A. terrestris* qui fréquente tout type de milieux alors que les *Microtus sp.* sont inféodés aux friches.

G.3. Dynamique spatiale du parasite en milieu urbain

Le cycle d'*E. multilocularis* se passe chez différentes espèces et utilise donc, par conséquent, les différents habitats associés à l'écologie de ces hôtes. Le parasite peut donc être considéré comme une espèce multi-habitat qui utilise différents éléments du paysage pour accomplir son cycle de vie. L'ensemble de ces éléments forme des unités fonctionnelles dont l'arrangement spatial détermine les conditions de survie du parasite. Les différences de prévalences vulpines observées en milieu rural/péri-urbain et en milieu urbain indiquent que les conditions du milieu urbain sont moins favorables au développement du parasite (Figure 36a). Alors que *Microtus sp.* est présent dans les prairies et pâtures rurales et péri-urbaines, il est limité aux friches en milieu urbain et présente donc, au niveau de perception de la ville, une distribution en tâches (Figure 36b). L'influence du paysage sur *A. terrestris* n'a pu être démontrée, cependant, les colonies ont été observées en milieu urbain, péri-urbain et rural de manière très localisée. Ces taches correspondent à des parcelles de friches pour l'infection via *Microtus sp.*, elles n'ont pu être caractérisées pour *A. terrestris*. Ainsi le parasite pourrait être considéré comme une population locale des friches urbaines et des sites à

A. terrestris qui utilise les déplacements du renard roux pour se disperser. Spatialement, la consommation des hôtes intermédiaires (*Microtus sp.* en zone rurale; *Microtus sp.* et *A. terrestris* en zone péri-urbaine et urbaine), source de l'infection de l'hôte définitif présente une moindre consommation par le renard roux en milieu urbain qu'en milieu rural et péri-urbain (Figure 36c). Le renard roux exploite un large éventail de milieux avec une tendance à la sélection des milieux occupés par l'homme ou une tendance à l'évitement de ces zones selon l'individu considéré. Cependant, les fèces ont été trouvées préférentiellement dans les sites à forte présence de rongeurs (Figure 36d). Ce comportement favorise donc le flux parasitaire. La dispersion du parasite par les individus urbains ne devrait concerner que de petits espaces limités à la superficie des domaines vitaux (99 ha en moyenne). La dispersion du parasite sur des espaces plus larges et/ou précédemment indemnes peut être assurée par des comportements observés lors du suivi télémétrique comme celui des individus instables qui évoluent sur de larges espaces en exploitant à la fois le milieu rural et le milieu urbain ou comme celui des individus ruraux qui exploitent régulièrement la périphérie du bâti (Figure 36e). L'étude de la dynamique d'infection par *E. multilocularis* possède donc de fortes analogies avec la dynamique des métapopulations, définie par un ensemble de populations sous connectées par des individus qui se dispersent (Levins 1969). Dans l'étude de la transmission parasitaire, nos résultats suggèrent que la distinction entre la zone péri-urbaine et rurale n'est pas nécessaire puisque écologiquement, aucune différence n'y a été démontrée. L'interface urbaine/péri-urbaine présente, par contre, un secteur clef puisque qu'elle limite deux situations différentes vis à vis des prévalences vulpines, des populations d'hôtes intermédiaires, et de la consommation des rongeurs par le renard roux. Cette zone de transition devrait donc constituer un secteur d'étude à part entière, au même titre que la zone urbaine et la zone rurale.

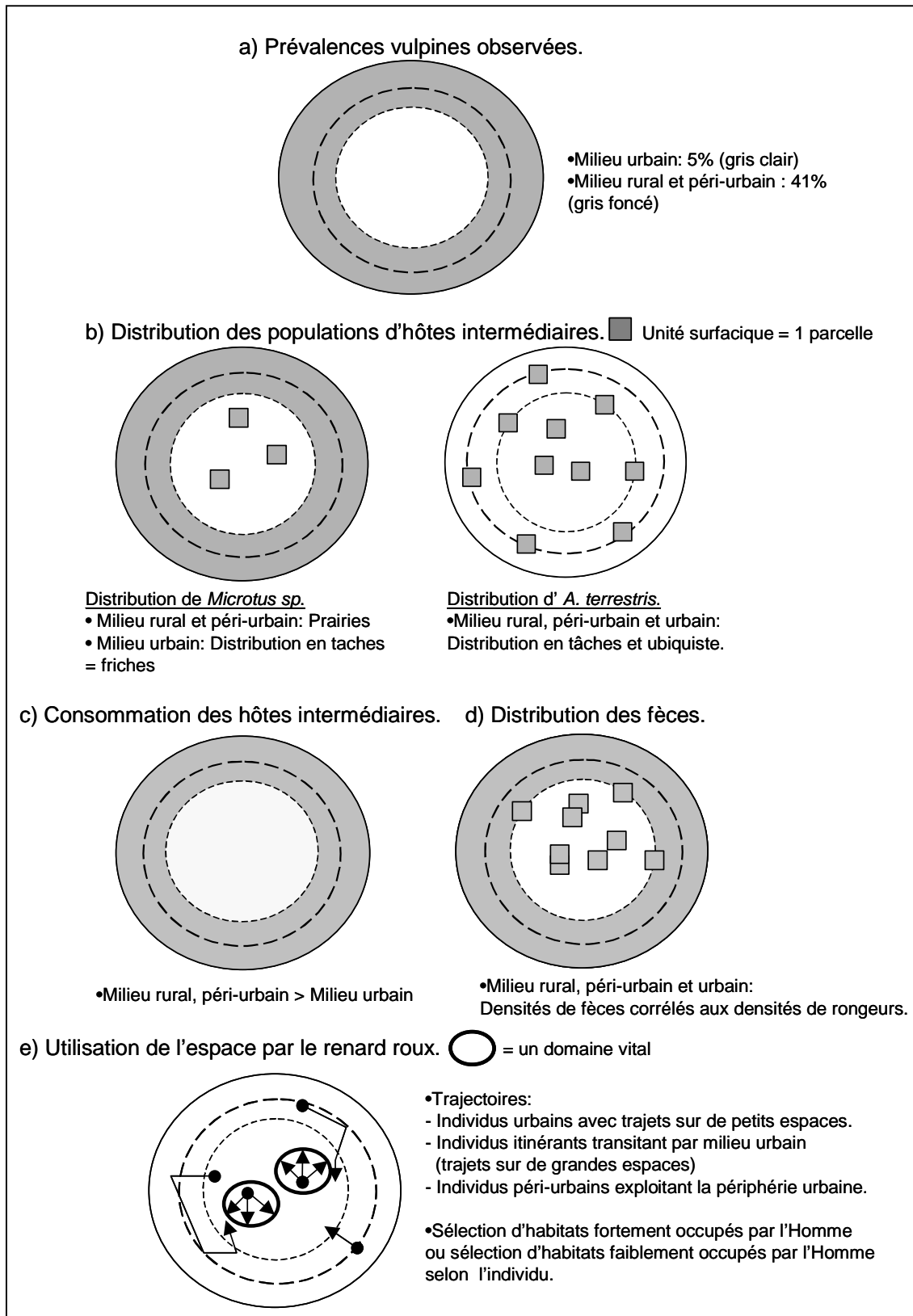


Figure 36: Comparaison schématique de la dynamique spatiale du parasite en milieu urbain, péri-urbain et rural.

G.4. Apport de l'étude dans la mise en place de stratégies de lutte et de prévention de la parasitose

La prévention de l'échinococcose alvéolaire humaine est généralement réalisée par la recommandation de mesures d'hygiène pour l'Homme et de vermifugation régulière des carnivores domestiques. L'unique moyen de lutte actuellement étudié sur le terrain est la vermifugation des hôtes définitifs par campagnes de dépôt d'appâts contenant 50 mg de praziquantel. Actuellement, différentes campagnes de vermifugation réalisées en Alaska (Schantz et al. 1995), au Japon (Tsukada et al. 2002), en Allemagne (Schelling et al. 1997, Tackmann et al. 2001, Romig et al. 2007), en Slovaquie (Antolova et al. 2006) et en Suisse (Hegglin et al. 2003) ont abouti à une réduction significative de l'infection chez le renard roux. Hegglin et al. (2003) ont plus particulièrement étudié l'application des campagnes de vermifugation en environnement urbanisé. Etant donné que les densités de renards roux sont supérieures en milieu urbain qu'en milieu rural, les densités d'appâts utilisées à Zürich et ayant montré leur efficacité, étaient de 50 appâts par km² contre 15 à 20 appâts par km² dans les études en milieu rural (Schelling et al. 1997, Tackmann et al. 2001, Romig et al. 2007). Les auteurs, ayant travaillé sur différentes surface de zone de traitement, suggèrent que les campagnes de vermifugation localisées sur des petits espaces à risque seraient plus applicables et moins coûteuses que les campagnes réalisées sur de larges espaces. L'étude des facteurs environnementaux affectant la présence du parasite est donc déterminante dans l'application de protocoles de vermifugation ciblés et efficaces. Dans le cas de l'agglomération de Nancy, par exemple, notre étude indique que les friches, du fait de la forte présence simultanée des hôtes intermédiaires et des hôtes définitifs, devraient être traitées en priorité.

Cependant, il reste encore de nombreuses questions ouvertes sur les effets physiologiques, écologiques et épidémiologiques de tels programmes de vermifugation. En effet, certains auteurs abordent le problème d'une potentielle acquisition de résistance du parasite à la molécule (Schelling et al. 1997). De plus, l'efficacité sur le long terme de telles méthodes n'a jamais été mise en évidence car la diminution des fréquences de vermifugation et l'interruption des campagnes semble faire ressurgir le parasite en quelques mois (Schantz et al. 1995, Tackmann et al. 2001, Romig et al. 2007).

D'autres méthodes de prophylaxie, abordant la gestion des populations, peuvent être envisagées sur la zone étudiée. En effet, à Nancy, les sites hébergeant des hôtes intermédiaires étaient isolés et pouvaient être facilement identifiés.

Il pourrait donc être envisageable de limiter voire de contrôler la ressource disponible en *A. terrestris* et *Microtus sp.* en milieu urbain par piégeage manuel des sites touchés pour *A. terrestris* et par entretien des friches pour l'espèce *Microtus sp.* En effet, l'entretien des friches peut être réalisé par le pâturage d'ovins qui tend à réduire les densités de *Microtus sp.* (Schmidt et al. 2005). Cependant, il est envisageable qu'une diminution importante des populations de rongeurs et donc une modification de la ressource disponible, puisse conduire à une augmentation de la superficie des domaines vitaux des renards roux et favoriser l'exploitation de la zone rurale par des individus urbains à la recherche de rongeurs. L'étude réalisée à Nancy met en évidence une faible prévalence de l'infection des renards urbains (5%) alors que la périphérie urbaine présente des populations parasitées à 32%. Le principal risque d'extension du parasite résiderait donc dans le mouvement des populations vulpines. La contamination de l'environnement urbain et la mise en place d'un cycle parasitaire urbain pourraient en effet être dus à l'intrusion d'individus parasités. Les mouvements de populations à l'intérieur de la ville et de la zone rurale à la zone urbaine doivent donc être évités. En limite extérieure de la ville, les riverains doivent être responsabilisés de l'effet attractif sur le renard roux de la mise à disposition de nourriture, même involontaire (déchets, fruits, aliments des animaux domestiques, etc.).

H. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

La présente étude a souligné une forte diminution des prévalences vulpine d' *E. multilocularis* en zone urbaine par rapport aux zones rurale et péri-urbaine. Des résultats similaires ont été obtenus dans les grandes villes où la recherche du parasite a été réalisée (Hofer et al. 2000, Fischer et al. 2005, Hegglin et al. 2007). La relation proie-prédateur et l'utilisation de l'espace par le renard roux ont été étudiées dans ce mémoire afin d'apporter des éléments expliquant cette réduction du parasitisme.

La relation proie-prédateur a été analysée le long du gradient d'urbanisation, par comparaison des densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* à leur fréquence d'apparition dans les fèces du renard roux. Les populations de *Microtus sp.* ont été observées agrégées dans les friches qui sont le seul milieu favorable à cette espèce en zone urbaine. La disponibilité d'un tel milieu pour le renard roux urbain pourrait donc être un facteur déterminant dans le processus de contamination de l'hôte définitif. Notre étude a apporté les premières indications sur l'influence du paysage urbain dans la dynamique de transmission du parasite. Il semble désormais pertinent d'explorer dans différentes villes de la zone d'endémie le lien entre la surface en friche, les densités de *Microtus sp.* et les prévalences vulpines observées. L'étude a mis en évidence que le type de milieu n'était pas un élément suffisant pour déterminer la disponibilité en *A. terrestris*. Cette espèce a déjà été identifiée comme impliquée dans le cycle urbain du parasite avec des prévalences locales pouvant atteindre 49% dans les parcs (Hofer et al. 2000). Il est donc nécessaire de déterminer les facteurs caractérisant le risque de présence d'*A. terrestris* en zone urbaine en abordant, par exemple, les conditions abiotiques du terrain.

Dans le cadre de la transmission du parasite à divers niveaux d'urbanisation, l'étude de la réponse alimentaire du renard roux aux variations de densité de proies n'était pas encore documentée. Notre étude a mis en évidence un opportunisme du renard roux sur *A. terrestris* en zone péri-urbaine. La forte consommation de *Microtus sp.* dans les divers niveaux d'urbanisation, même lorsqu'il est présent à faible densité, suggère une préférence alimentaire pour l'espèce *Microtus sp.* Cependant, le comportement alimentaire du renard urbain vis à vis d'*A. terrestris* n'a pu être déterminé et doit donc être précisé.

Notre étude a été axée sur l'étude de deux espèces prairiales, *Microtus sp.* et *A. terrestris*, connues comme hôtes intermédiaires principaux du parasite. L'analyse du régime alimentaire du renard urbain a montré une consommation comparable de *Microtus sp.*, de *A. terrestris* mais aussi de *M. glareolus*. Or, *M. glareolus* est un hôte intermédiaire potentiel du parasite (Pétavy et al. 1984). Il apparaît donc important de comparer l'importance relative de ces trois espèces dans le cycle parasitaire urbain. Les prévalences des hôtes intermédiaires sont généralement très faibles (<1%) et il est donc nécessaire de collecter un nombre important d'individus pour espérer les mettre en évidence. Une telle étude nécessiterait donc un piégeage intensif sur un espace limité par la zone urbaine, ce qui apportera certainement une forte déstabilisation des populations présentes. Cependant, le piégeage intensif des rongeurs instaurerait un large biais dans le suivi des prévalences vulpines.

La comparaison du régime alimentaire urbain, péri-urbain et rural a montré une forte variation dans la consommation de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris*. Les renards urbains, consomment plus fréquemment ces deux espèces que les renards ruraux et péri-urbains. Comme il a récemment été mis en évidence pour *A. terrestris* (Hegglin et al. 2007), les variations de consommation d'hôtes intermédiaires sont probablement à l'origine des différences de prévalences observées chez l'hôte définitif. Ces résultats témoignent donc de l'intérêt de l'étude des relations proies-prédateurs comme élément essentiel dans la compréhension des variations de prévalences observées le long du gradient d'urbanisation.

L'étude de la distribution des fèces, et donc du matériel potentiellement contaminant, a montré un mode de distribution indépendant du niveau d'urbanisation. En effet, l'analyse des densités de fèces s'est avérée corrélée aux densités de campagnols, favorisant donc la rencontre du stade œuf avec les rongeurs prairiaux, et ceci quel que soit le niveau d'urbanisation. Cependant, il s'avère nécessaire d'acquérir de meilleures connaissances sur les différences de conservation des fèces dans les divers niveaux d'urbanisation et dans les divers milieux afin d'évaluer l'importance de ce biais dans l'estimation des densités de fèces.

L'étude des mouvements et des préférences d'habitats de quelques individus a montré la diversité des comportements que peut adopter l'espèce *Vulpes vulpes*. En milieu urbain,

certains individus utilisaient préférentiellement les sites occupés par l'Homme alors que d'autres évitaient les sites à présence humaine. Ces résultats impliquent différentes réponses épidémiologiques, tant au niveau du risque d'infection de l'hôte définitif, qu'à celui du risque de transmission à l'Homme, qu'il est nécessaire de préciser. Identifier les caractéristiques de ces deux populations (âge, statut reproducteur, origine du groupe spatial, etc.), leur régime alimentaire et leur statut infectieux permettrait de mieux percevoir les différences d'implication de ces deux populations dans le risque de transmission à l'homme.

Le partage de l'espace entre renards n'a pu être abordé lors de cette étude. Or l'étude des recouvrements des domaines vitaux et de la composition paysagère des espaces partagés permettrait de savoir si les milieux favorables à une contamination sont utilisés par un seul ou plusieurs individus. Outre une meilleure compréhension de la dynamique de l'infection des renards roux, ce type d'étude permettrait d'estimer la possible étendue de la dispersion du parasite à partir d'un point à forte présence de rongeurs. La densité de renards est généralement liée à la ressource disponible, il serait donc intéressant de vérifier si cette théorie est applicable à l'échelle d'une parcelle en fonction de la disponibilité en rongeurs.

La présente étude a concentré ses investigations sur l'aspect spatial de la transmission. La dynamique de transmission temporelle en milieu urbanisé reste peu connue et de nombreuses questions quant à la stabilité des populations de rongeurs et de renard roux restent à élucider.

Le suivi à long terme des prévalences vulpines ainsi que l'estimation et le suivi de la dynamique de leur population permettraient d'évaluer la stabilité du système étudié. En effet, l'hypothèse que les cas urbains positifs proviennent de migrations d'individus a été abordée. La comparaison à long terme des prévalences vulpines aux taux d'immigration de la population peut être envisagée comme élément de réponse à cette hypothèse.

La détection du parasite en milieu urbain est très récente et très peu d'études abordent les conditions environnementales de transmission du parasite dans ce type de milieu.

L'identification des caractéristiques environnementales des zones d'infections du renard roux et des secteurs de dissémination apparaît comme la meilleure voie possible pour la

mise en place d'une lutte ciblée contre cette parasitose, afin d'aboutir à des programmes au rapport coût-efficacité optimisés.

I. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adkins, C. A., and P. Stott. 1998. Home ranges, movements and habitat associations of reds foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *Journal of Zoology London* **244**:335-346.
- Adrados, C., I. Girard, J. P. Gendner, and G. Janeau. 2002. Global Positioning System (GPS) location accuracy improvement due to Selective Availability removal. *CR Académie des Sciences en Biologie* **325**:165-170.
- Aebischer, N. J., P. A. Robertson, and R. E. Kenward. 1993. Composition analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*: 1313-1325.
- Allan, B. F., F. Keesing, and R. S. Ostfeld. 2002. Effect of Forest Fragmentation on Lyme Disease Risk. *Conservation Biology* **17**:267-272.
- Ammann, R., and J. Eckert. 1995. Clinical diagnosis and treatment of Echinococcosis in humans. Pages 411-463 *in* R. C. A. Thompson and A. J. Lymbery, editors. *Echinococcus and hydatid disease*. CAB International, Wallingford-Oxon.
- Anderson, D. R., W. A. Link, D. H. Johnson, and K. P. Burnham. 2001. Suggestions for presenting the results of data analyses. *Journal of Wildlife Management* **65**:373-378.
- Angold, P. G., J. P. Sadler, M. O. Hill, A. Pullin, S. Rushton, K. Austin, E. Small, B. Wood, R. Wadsworth, R. Sanderson, and K. Thompson. 2006. Biodiversity in urban habitat patches. *Science of The Total Environment* **360**:196-204.
- Antolova, D., M. Miterpakova, K. Reiterova, and P. Dubinsky. 2006. Influence of anthelmintic baits on the occurrence of causative agents of helminthozoonoses in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Helminthologia* **43**:226-231.
- Antonio, K., and J. Beirlant. 2007. Actuarial statistics with generalized linear mixed models. *Insurance: Mathematics and Economics* **40**:58-76.
- Artois, M. 1989. Le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). Pages 90p. *in* M. A. a. P. D. éds., editor. *Encyclopédie des carnivores de France*. SFPEM, Nort/Erdre.
- Artois, M., M. Aubert, and P. Stahl. 1990. Organization spatiale du renard roux (*Vulpes vulpes* L., 1758) en zone d'enzootie de rage en Lorraine. Pages 159-174 *in* *Ecologie de la rage et comportements de transmission du virus: contribution à l'étude des rapports entre le renard (Vulpes vulpes Linnaeus 1758) en Lorraine*. M. Artois.
- Artois, M., Langlais M., Suppo C. 1997. Simulation of rabies control within an increasing fox population. *Ecological Modelling* **97**:23-34.

- Artois, M., and D. Salmon. 1981. Détermination expérimentale du sexe et de l'âge chez le renard roux (*Vulpes vulpes*): Validité et reproductibilité des techniques choisies. *Mammalia* **45**:375-378.
- Artois, M., and P. Stahl. 1987. Absence of dietary response in the fox (*Vulpes vulpes*) to variation in the abundance of rodents in Lorraine. in XVIIIth Congress of I.U.G.B., Krakow.
- Artois, M., P. Stahl, J. L. Bonnin, F. Leger, P. Morvan, M. Aubert, P. Jacquier, and J. M. Demerson. 1986. Le portage animal d' *Echinococcus multilocularis* en Lorraine et ses conséquences sur la contamination humaine.II.Etude analytique: relations renards-rongeurs et incidence d' *Echinococcus multilocularis*. Bulletin de la Société Française de Parasitologie **4**:65-72.
- Aubert, M., P. Jacquier, M. Artois, M. J. Barrat, and A. M. Basile. 1987. Le portage d'*Echinococcus multilocularis* par le renard (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. Conséquences sur la contamination humaine. Recherche Medicale Veterinaire **163(10)**:839-843.
- Baker, P. J., S. M. Funk, S. Harris, and P. C. L. White. 2000. Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour* **59**:127-146.
- Baker, P. J., S. Harris, C. P. J. Robertson, G. Saunders, and P. C. L. White. 2001. Differences in the capture rate of cage-trapped red foxes *Vulpes vulpes* and an evaluation of rabies control measures in Britain. *Journal of Applied Ecology* **38**:823-835.
- Baker, P. J., C. P. J. Robertson, S. M. Funk, and S. Harris. 1998. Potential fitness benefits of group living in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Animal Behaviour* **56**:1411-1424.
- Blanco, J. C. 1986. On the diet, size and use of home range and activity patterns of a red fox in Central Spain. *Acta Theriologica*: 547-556.
- Bourquin, J. D., and A. Meylan. 1982. Les peuplements de micrommamifères le long des autoroutes: Inventaire faunistique et exemples d'occupation par *Microtus arvalis* (Pallas). *Revue Suisse de Zoologie*:977-991.
- Bradley, C. A., and S. Altizer. 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:95-102.
- Breitenmoser, U., U. Müller, A. Kappeler, and R. G. Zanoni. 2000. The final phase of the rabies epizootic in Switzerland. *Schweiz.Arch.Tierheilkd.* **142**:447-454.
- Bretagne, S., J. P. Guillou, M. Morand, and R. Houin. 1993. Detection of *Echinococcus multilocularis* DNA in foxes faeces using DNA amplification. *Parasitology* **106**:193-199.
- Briner, T., N. Favre, W. Nentwig, and J.-P. Airoldi. 2007. Population dynamics of *Microtus arvalis* in a weed strip. *Mammalian Biology - Zeitschrift fur Saugetierkunde* **72**:106-115.

- Brosset, A. 1975. Regime alimentaire d'une population suburbaine de renards au cours d'un cycle annuel. *La Terre et la Vie*:20-30.
- Brownstein, J., D. Skelly, T. Holford, and D. Fish. 2005. Forest fragmentation predicts local scale heterogeneity of Lyme disease risk. *Oecologia* **146**:469-475.
- Bubela, T., R. Bartell, and W. Müller. 1998. Factors affecting the trappability of red foxes in kosciusko national park. *Wildlife Research* **25**:199-208.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edn. edition. Springer-Verlag, New York.
- Cain, J. W., P. R. Krausman, B. D. Jansen, and J. R. Mogart. 2005. Influence of topography and GPS fix interval on GPS collar performance. *Wildlife Society Bulletin* **33**:926-934.
- Calenge, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**:516-519.
- Calenge, C., and A. B. Dufour. 2006. Eigenanalysis of selection ratios from animal radio-tracking data. *Ecology* **87**:2349-2355.
- Capek, I., V. Vaillant, A. Mailles, and H. De Valk. 2006. Les zoonoses en France. Définition de priorités et actions réalisées dans le domaine des zoonoses non alimentaires. *Bulletin épidémiologique hebdomadaire de l'INVS*:195-209.
- Capurro, A. F., A. J. Novaro, A. Travaini, and M. S. Romero. 1997. Improved bile-acid thin-layer chromatography to identify feces of neotropical carnivores. *Journal of Wildlife Management* **61**:1424-1427.
- Casulli, A., M. T. Manfredi, G. La Rosa, A. R. Di Cerbo, A. Dinkel, T. Romig, P. Deplazes, C. Genchi, and E. Pozio. 2005. *Echinococcus multilocularis* in red foxes (*Vulpes vulpes*) of the Italian Alpine region: is there a focus of autochthonous transmission? *International Journal for Parasitology* **35**:1079-1083.
- Cavallini, P. 1992. Ranging behavior of the red fox (*Vulpes vulpes*) in rural southern Japan. *Journal of Mammalogy* **73**:321-325.
- Cavallini, P. 1994. Faeces count as an index of fox abundance. *Acta Theriologica* **39**:417-424.
- Cavallini, P. 1996. Ranging behaviour of red foxes during the mating and breeding seasons. *Ethology Ecology and Evolution* **8**:57-65.
- Cavallini, P., and T. Volpi. 1995. Biases in the analysis of the diet of the red fox *Vulpes vulpes*. *Wildlife Biology* **1**:243-248.
- Chaline, J., H. Baudvin, D. Jammot, and M. C. Saint Girons. 1974. *Les proies des rapaces- petits mammifères et leur environnement*, Doin edition, Paris.

- Chautan, M., D. Pontier, and M. Artois. 2000. Role of rabies in recent demographic changes in Red fox (*Vulpes vulpes*) population in Europe. *Mammalia* **64**:391-410.
- Cochran, W. W. 1980. Wildlife telemetry, S. D. Schemnitz edition. The Wildlife Society, Washington.
- Combes, C. 2001. Interactions durables. Ecologie et Evolution des parasites. Masson, Paris.
- Contat, F. 1984. L'échinococcose alvéolaire en Haute-Savoie. Thèse Vétérinaire, Lyon.
- Contat, F., A. F. Pétavy, S. Deblock, and J. Euzeby. 1983. Contribution à l'étude de deux foyers français d'Echinococcose alvéolaire. *Science Vétérinaire et Médicale Comparée* **85(2)**:79-82.
- Contesse, P., D. Hegglin, S. Gloor, F. Bontadina, and P. Deplazes. 2004. The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* **69**:81-95.
- Coudert, J., J. Euzeby, and J. P. Garin. 1970. Fréquence de *Echinococcus multilocularis* chez le renard commun (*Vulpes vulpes*) dans le secteur nord-est de la France. *Lyon Médical* **224(32)**:293-298.
- Craig, P. S., P. Giraudoux, D. Shi, B. Bartholomot, G. Barnish, P. Delattre, J. P. Quere, S. Harraga, G. Bao, Y. Wang, F. Lu, A. Ito, and D. A. Vuitton. 2000. An epidemiological and ecological study of human alveolar echinococcosis transmission in south Gansu, China. *Acta Tropica* **77(2)**:167-177.
- Davison, A. C., and D. V. Hinkley. 1997. Bootstrap Methods and Their Application. *in*. Cambridge University Press.
- Day, M. G. 1966. Identification of hair and feather remains in the guts and faeces of stoats and weasels. *Journal of Zoology* **148**:201-217.
- Deblock, S., A. F. Pétavy, and B. Gilot. 1988. Helminthes intestinaux du renard commun (*Vulpes vulpes* L.) dans le Massif Central (France). *Canadian Journal of Zoology* **66**:1562-1569.
- Debrot, S., G. Fivas, C. Mermoud, and J. M. Weber. 1982. Atlas des poils de mammifères d'Europe, Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel edition, Neuchâtel.
- Debuf, J. M. 1987. Contribution à l'étude du renard urbain en région parisienne. Thèse Vétérinaire, Alfort.
- Delattre, P., P. Giraudoux, J. Baudry, P. Musard, M. Toussaint, D. Truchetet, P. Stahl, M. L. Poule, M. Artois, J.-P. Damange, and J.-P. Quere. 1992. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **39**:153-168.

- Delattre, P., P. Giraudoux, J. Baudry, J. P. Quere, and E. Fichet. 1996. Effect of landscape structure on Common Vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecology* **11**:279-288.
- Delattre, P., P. Giraudoux, J. P. Damange, and J. P. Quere. 1990a. Recherche d'un indicateur de la cinétique démographique des populations du campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **45**:375-384.
- Delattre, P., P. Giraudoux, and J. P. Quere. 1990b. Conséquence épidémiologique de la réceptivité d'un nouvel hôte intermédiaire du taenia multiloculaire (*Echinococcus multilocularis*) et de la localisation spatiotemporelle des rongeurs infestés. *C R Academie des Sciences de Paris* **310(111)**:339-344.
- Delattre, P., M. Pascal, L. M.H., P. Giraudoux, and J. P. Damange. 1988. Caractéristiques écologiques et épidémiologiques de l'*Echinococcus multilocularis* au cours d'un cycle complet des populations d'un hôte intermédiaire (*Microtus arvalis*). *Canadian Journal of Zoology* **66**:2740-2750.
- D'Eon, R. G., and D. Delparte. 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied Ecology* **42**:383-388.
- D'Eon, R. G., R. Serrouya, G. Smith, and C. O. Kochanny. 2002. GPS radiotelemetry error bias in mountainous terrain. *Wildlife Society Bulletin* **30**:430-439.
- Deplazes, P., P. Alther, I. Tanner, R. C. Thompson, and J. Eckert. 1999. *Echinococcus multilocularis* coproantigen detection by enzyme-linked immunosorbent assay in fox, dog, and cat populations. *Journal of Parasitology* **85**:115-121.
- Deplazes, P., and J. Eckert. 2001. Veterinary aspects of alveolar echinococcosis--a zoonosis of public health significance. *Veterinary Parasitology* **98**:65-87.
- Deplazes, P., Gloor S., Stieger C., and H. D. 2002. Urban transmission of *Echinococcus multilocularis*. *Cestode Zoonoses: Echinococcosis and Cysticercosis*. P. Craig and Z. Pawlowski (Eds):287-297.
- Deplazes, P., D. Heggin, S. Gloor, and T. Romig. 2004. Wilderness in the city: the urbanization of *Echinococcus multilocularis*. *Trends in Parasitology* **20**:77-84.
- Di Orio, A. P., A. P. Callas, and R. J. Schaefer. 2003. Performance of two GPS telemetry collars under different habitat conditions. *Wildlife Society Bulletin* **31**:372-379.
- Dickman, C. R., and C. P. Doncaster. 1987. The ecology of small mammals in urban habitats. I. Populations in patchy environment. *Journal of Animal Ecology* **56**:629-640.
- Dinkel, A., M. v. Nickisch-Rosenegk, B. Bilger, M. Merli, R. Lucius, and T. Romig. 1998. Detection of *Echinococcus multilocularis* in definitive host : Coprodiagnosis by PCR as an alternative to necropsy. *Journal of Clinical Microbiology* **36(7)**:1871-1876.

- Doncaster, C. P., Dickman C.R., and M. D.W. 1990. Feeding ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England. *Journal of Mammalogy* **71** (2):188-194.
- Doncaster, C. P., MacDonald D.W.,. 1991. Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Animal Ecology* **60**:423-439.
- Doncaster, C. P., and D. W. Macdonald. 1991. Ecology and ranging behaviour of red foxes in the city of Oxford. Pages 11-20 in *Hystrix*.
- Doncaster, C. P., and D. W. Macdonald. 1997. Activity patterns and interactions of red foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford city. Pages 73-87 in *Journal of Zoology*.
- Dorchies, P., M. Kilani, and J. F. Magnaval. 2002. *Echinococcus granulosus* et *Echinococcus multilocularis*. Les animaux et l'homme exposés aux mêmes dangers. *Bulletin de la société Vétérinaire Pratique de France* **86**(2):74-90.
- Dubinsky, P., V. Svobodova, L. Turcekova, I. Literak, K. Martinek, K. Reiterova, L. Kolarova, J. Klimes, and V. Mrlik. 1999. *Echinococcus multilocularis* in Slovak Republic: the first record in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Helminthologia* **36**(2):115-110.
- Dubinsky, P., M. Varady, K. Reiterkova, M. Miterpakova, and L. Turcekova. 2001. Prevalence of *Echinococcus multilocularis* in red foxes in the Slovak Republic. *Helminthologia* **38**:215-219.
- Duhamel, R., J.-P. Quere, P. Delattre, and P. Giraudoux. 2000. Landscape effects on the population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris sherman*). *Landscape Ecology* **15**:89-98.
- Duscher, G., T. Steineck, P. Gunter, H. Prosl, and D. G. Joachim. 2005. *Echinococcus multilocularis* in foxes in Vienna and surrounding territories. *Wien. Tierärztl. Monatsschr.* **92**:16-20.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet, and J. Huot. 1999. Evaluation of GPS telemetry collar performance for habitat studies in boreal forest. *Wildlife Society Bulletin* **29**:171-179.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet, and J. Huot. 2001. Influence of satellite geometry and differential correction on GPS location accuracy. *Wildlife Society Bulletin* **29**:171-179.
- Eckert, J., F. J. Conraths, and K. Tackmann. 2000. Echinococcosis: an emerging or re-emerging zoonosis? *International Journal for Parasitology* **30**:1283-1294.
- Eckert, J., and P. Deplazes. 2004. Biological, epidemiological, and clinical aspects of echinococcosis, a zoonosis of increasing concern. *Clinical Microbiology Review* **17**:107-135.
- Eckert, J., P. Deplazes, P. S. Craig, M. A. Gemmel, B. Gottstein, D. Heath, D. J. Jenkins, M. Kamiya, and M. Lightowers. 2001a. Echinococcosis in animals : clinical aspects, diagnosis and treatment. Pages 72-99 in J. G. Eckert, M.A.

- Meslin, F.X.; Pawlowski, Z.S., editor. WHO/OIE manual on Echinococcosis in humans and animals : a public health problem of global concern.
- Eckert, J., M. A. Gemmell, F.-X. Meslin, and Z. S. Pawlowski. 2001b. WHO/OIE Manual on Echinococcosis in humans and animals: a public health problem of global concern.
- Eckert, J., P. Schantz, R. B. Gasser, P. R. Torgerson, A. S. Bessonov, S. O. Movsessian, A. Thakur, F. Grimm, and M. A. Nikogossian. 2001c. Geographic distribution and prevalence. Pages 100-142 *in* M. A. G. J. Eckert, F.X. Meslin and Z.S. Pawlowski, editor. WHO/OIE Manual on Echinococcosis in humans and animals: a public health problem of global concern. OIE/WHO, Paris.
- Fischer, C., L. A. Reperant, J. M. Weber, D. Hegglin, and P. Deplazes. 2005. *Echinococcus multilocularis* infections of rural, residential and urban foxes (*Vulpes vulpes*) in the canton of Geneva, Switzerland. *Parasite* **12**:339-346.
- Frair, J. L., S. E. Nielsen, E. H. Merrill, S. R. Lele, M. S. Boyce, R. H. M. Munro, G. B. Stenhouse, and H. L. Beyer. 2004. Removing GPS collar bias in habitat selection studies. *Journal of Applied Ecology* **41**:201-212.
- Gilot, B., B. Doche, S. Deblock, and A. F. Pétavy. 1988. Eléments pour la cartographie de l'Echinococcose alvéolaire dans le massif central : Essai de délimitation d'un foyer. *Canadian Journal of Zoology* **66**:696-702.
- Giraudoux, P. 1991. Utilisation de l'espace par les hôtes du ténia multiloculaire (*Echinococcus multilocularis*). Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne, Dijon.
- Giraudoux, P., P. S. Craig, P. Delattre, G. Bao, B. Bartholomot, S. Harraga, J. P. Quere, F. Raoul, Y. Wang, D. Shi, and D. A. Vuitton. 2003. Interactions between landscape changes and host communities can regulate *Echinococcus multilocularis* transmission. *Parasitology* **127**:121-131.
- Giraudoux, P., P. Delattre, M. Habert, J. P. Quere, S. Deblay, R. Default, and e. al. 1997. Population dynamics of fossorial water vole (*Arvicola terrestris* scherman) : a land usage and landscape perspective. *Agriculture Ecosystems & Environment* **66**:47-60.
- Giraudoux, P., P. Delattre, K. Takahashi, F. Raoul, J. P. Quere, P. S. Craig, and e. al. 2002. Transmission ecology of *Echinococcus multilocularis* in wildlife : what can be learned from comparative studies and multi-scale approaches ? Pages 251-266 *in* P. Craig, editor. Echinococcoses : a global problem of emerging disease. NATO Sciences series, London.
- Giraudoux, P., B. Pradier, P. Delattre, S. Deblay, D. Salvi, and R. Default. 1995. Estimation of water vole abundance by using surface indices. *Acta Theriologica* **40**:77-96.
- Giraudoux, P., F. Raoul, K. Bardonnnet, P. Vuillaume, F. Tourneux, F. Cliquet, P. Delattre, and D. A. Vuitton. 2001. Alveolar echinococcosis: characteristics of a

- possible emergence and new perspectives in epidemiosurveillance. *Medecine et Maladies Infectieuses* **31**:247-256.
- Giraudoux, P., D. Vuitton, S. Bresson-Hadni, P. S. Craig, B. Bartholomot, G. Barnish, and e. al. 1996. Mass screening and epidemiology of alveolar echinococcosis in France, Western Europe, and in Gansu, Central China : from epidemiology towards transmission ecology. Pages 197-211 in J. Ito and N. Sato, editors. *Alveolar echinococcosis : strategy for eradication of alveolar echinococcosis of the liver*. Fugii Shoin, Sapporo, Japan.
- Gloor, S., Bontadina F., Hegglin D., Deplazes P., and B. U. 2001. The rise of urban fox populations in Switzerland. *Mammalian biology* **66**:155-164.
- Gottstein, B., F. Saucy, C. Wyss, M. Siegenthaler, P. Jacquier, M. Schmitt, M. Brossard, and G. Demierre. 1996. Investigations on a Swiss area highly endemic for *Echinococcus multilocularis*. *Applied Parasitology* **37**:129-136.
- Grisot, L. 1990. Contribution à l'étude de l'échinococcose multiloculaire dans le Doubs. Thèse vétérinaire, Lyon.
- Guislain, M. H. 2006. Etude a différentes fenêtres de perception des facteurs impliqués dans la transmission d' *Echinococcus multilocularis* parasite responsable d'une maladie émergente: l'échinococcose alvéolaire. Thèse de Doctorat, Université de Franche-Comté, Besançon.
- Guitton, S. 2003. Utilisation de l'espace par le renard roux (*Vulpes vulpes*) dans la ville de Nantes. Thèse vétérinaire, Nantes.
- Harris, S. 1977. Distribution, habitat utilization and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammalian Review* **7**:25-39.
- Harris, S. 1980. Home ranges and patterns of distribution of foxes (*Vulpes vulpes*) in an urban area, as revealed by radio tracking. Pages 685-690 in *A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking*.
- Harris, S. 1981a. An estimation of the number of foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Bristol, and some possible factors affecting their distribution. *Journal of Applied Ecology* **18**:455-465.
- Harris, S. 1981b. The food of suburban foxes (*Vulpes vulpes*), with special reference to London. *Mammalian Review* **11**:151-168.
- Harris, S., W. J. Cresswell, P. G. Forde, W. J. Trehwella, T. Woollard, and S. Wray. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. Pages 97-123 in *Mammalian Review*.
- Harris, S., and J. M. W. Rayner. 1986. Urban fox (*Vulpes vulpes*) population estimates and habitat requirements in several british cities. *Journal of Animal Ecology* **55**:575-591.

- Harris, S., and G. C. Smith. 1987. The use of sociological data to explain the distribution and numbers of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in England and Wales. Pages 313-328 in Symposium of Zoological Society of London.
- Hegglin, D., F. Bontadina, P. Contesse, S. Gloor, and P. Deplazes. 2007. Plasticity of predation behaviour as a putative driving force for parasite life-cycle dynamics: the case of urban foxes and *Echinococcus multilocularis* tapeworm. *Functional Ecology* **21**:552-560.
- Hegglin, D., F. Bontadina, and S. Gloor. 1998. From the alpine to the urban fox - adaptive behaviour of the urban foxes (*Vulpes vulpes*). *Advance in Ethology* **33**:119.
- Hegglin, D., P. I. Ward, and P. Deplazes. 2003. Anthelmintic baiting of foxes against urban contamination with *Echinococcus multilocularis*. *Emerging Infectious Disease* **9**:1266-1272.
- Hemami, M. R., and P. M. Dolman. 2005. The disappearance of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) pellet groups in a pine forest of lowland England. *European Journal of Wildlife Research* **51**:19-24.
- Hemson, G., P. Johnson, A. South, R. Kenward, R. Ripley, and D. Macdonald. 2005. Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology* **74**:455-463.
- Henry, C. 2004. Organisation socio spatiale d'une population de renards roux (*Vulpes vulpes*) en milieu rural: nature des relations et degrés de parenté entre individus de mêmes groupes spatiaux. Thèse de Doctorat, Université de Strasbourg, Strasbourg.
- Henry, C., M.-L. Poulle, and J.-J. Roeder. 2005. Effect of sex and female reproductive status on seasonal home range size and stability in rural red foxes (*Vulpes vulpes*). *Ecoscience* **12**:202-209.
- Hobbs, N. T. 2003. Challenges and opportunities in integrating ecological knowledges across scales. *Forest Ecology and Management* **181**:223-238.
- Hofer, S., S. Gloor, U. Muller, A. Mathis, D. Hegglin, and P. Deplazes. 2000. High prevalence of *Echinococcus multilocularis* in urban red foxes (*Vulpes vulpes*) and voles (*Arvicola terrestris*) in the city of Zurich, Switzerland. *Parasitology* **120** (Pt 2):135-142.
- Hulbert, I. A. R., and J. French. 2001. The accuracy of GPS for wildlife telemetry and habitat mapping. *Journal of Applied Ecology* **38**:869-878.
- INSEE. 2000. Populations légales 1999.
- Janeau, G., C. Adrados, J. Joachim, J.-P. Gendner, and D. Pepin. 2004. Performance of differential GPS collars in temperate mountain forest. *Comptes Rendus Biologies* **327**:1143-1149.

- Jenkins, D. J., T. Romig, and R. C. Thompson. 2005. Emergence/re-emergence of *Echinococcus spp.*--a global update. *Int J Parasitol* **35**:1205-1219.
- Kapel, C. M. O., and I. Saeed. 2000. *Echinococcus multilocularis* - en ny zoonotisk parasit i Danmark. *Dansk Veterinær* **83**:14-16.
- Kapel, C. M. O., P. R. Torgerson, R. C. A. Thompson, and P. Deplazes. 2006. Reproductive potential of *Echinococcus multilocularis* in experimentally infected foxes, dogs, raccoon dogs and cats. *International Journal for Parasitology* **36**:79-86.
- Kareiva, P. M., and G. Odell. 1987. Swarms of predators exhibit "preytaxis" if individual predators use area-restricted search. *The American Naturalist* **130**:233-270.
- Kay, B., E. Gifford, R. Perry, and R. van de Ven. 2000. Trapping efficiency for foxes (*Vulpes vulpes*) in central New South Wales: age and sex biases and the effects of reduced fox abundance. *Wildlife Research* **27**:547-552.
- Keesing, F., R. D. Holt, and R. S. Ostfeld. 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters* **9**:485-498.
- Kern, P., A. Ammon, M. Kron, G. Sinn, S. Sander, L. R. Petersen, W. Gaus, and P. Kern. 2004. Risk factors for alveolar echinococcosis in humans. *Emerging Infectious Diseases* **12**.
- Kern, P., K. Bardonnet, E. Renner, H. Auer, Z. Pawlowski, R. W. Ammann, and D. A. Vuitton. 2003. European echinococcosis registry: human alveolar echinococcosis, Europe, 1982-2000. *Emerging Infectious Diseases* **9**:343-349.
- Kolb, H. H. 1984. Factors affecting the movements of dog foxes in Edinburgh. *Journal of Applied Ecology* **21**:161-173.
- Kolb, H. H. 1985. Habitat use by foxes in Edinburgh. Pages 139-143 in *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*.
- Kolb, H. H., and R. Hewson. 1980. A study of fox populations in Scotland from 1971 to 1976. *Journal of Applied Ecology* **17**:7-19.
- Konig, A., T. Romig, D. Thoma, and K. Kellermann. 2005. Drastic increase in the prevalence of *Echinococcus multilocularis* in foxes (*Vulpes vulpes*) in southern Bavaria, Germany. *European Journal of Wildlife Research* **51**:277-282.
- Kurose, N., R. Masuda, and M. Tatara. 2005. Fecal DNA analysis for identifying species and sex of sympatric carnivores: A noninvasive method for conservation on the Tsushima Islands, Japan. *Journal of Heredity* **96**:688-697.
- Laforge, M. L., B. Gilot, B. Doche, S. Deblock, and A. F. Pétavy. 1992. Urbanisation et populations de microtidés dans le foyer Haut-Savoyard d'échinococcose alvéolaire (Alpes française du Nord) : l'exemple de La-Roche-sur-Foron. *Revue Suisse de Zoologie* **99**:377-394.

- Le Louarn, H., and J. P. Quere. 2003. Les rongeurs de France:Faunistique et biologie, 2 edition, Paris.
- Lechat, I. 1995. Alimentation et Helminthes intestinaux du renard roux (*Vulpes vulpes*, Linnaeus 1758) dans l'agglomération Nantaise. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, nouvelle série **17 (1)**:17-23.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the Entomology Society of America **15**:237-240.
- LoGiudice, K., R. S. Ostfeld, K. A. Schmidt, and F. Keesing. 2003. The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. Pages 567-571 *in*.
- Lovari, S., M. Lucherini, and G. Crema. 1996. Individual variations in diets, activity and habitat use of red foxes in a mediterranean rural area. Journal of Wildlife Research **1**:24-31.
- Lucius, R., and B. Bilger. 1995. Echinococcus multilocularis in Germany: Increased awareness or spreading of a parasite? Parasitology Today **11**:430-434.
- Macdonald, D. 1980. The red fox, *Vulpes vulpes*, as a predator upon earthworms, Lumbricus terrestris. Z. Tierpsychol **52**:171-200.
- Macdonald, D. W. 1977. On food preference in the Red fox. Mammal. Rev. **7**:7-23.
- Macdonald, D. W. 1979. 'Helpers' in fox society. Pages 69-71 *in* Nature.
- Macdonald, D. W. 1981. Resource dispersion and the social organization of the red fox (*Vulpes vulpes*). Pages 918-949 *in* Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference.
- Macdonald, D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. Nature **301**:379-384.
- Macdonald, D. W., and M. T. Newdick. 1982. The distribution and ecology of foxes, *Vulpes vulpes*, in urban areas. Urban ecology.
- Mackiewicz, J. S. 1988. Cestode transmission patterns. Journal of Parasitology **7**:7-23.
- Maindonald, J., and J. Braun. 2007. Data analysis and graphics using R, Cambridge.
- Malczewski, A., J. Gawor, and M. Malczewska. 2004. Epidemiological situation of *Echinococcus multilocularis* in red foxes (*Vulpes vulpes*) in Poland. International Archive of Hydatidology:132.
- Malczewski, A., B. Rocki, A. Ramisz, and J. Eckert. 1995. *Echinococcus multilocularis* (Cestoda), the causative agent of alveolar echinococcosis in humans: first record in Poland. Journal of Parasitology **81**:318-321.

- Malgor, R., N. Nonaka, I. Basmadjian, H. Sakai, B. Carãmbula, Y. Oku, C. Carmona, and M. Kamiya. 1997. Coproantigen detection in dogs experimentally and naturally infected with *Echinococcus granulosus* by a monoclonal antibody-based enzyme-linked immunosorbent assay. *International Journal for Parasitology* **27**(12):1605-1612.
- Marcinkute, A., R. Virbaliene, J. Ziliukiene, A. Barakauskiene, J. Valantinas, and K. K. Strupas. 2005. Some aspects of *Echinococcus multilocularis* infection in humans in Lithuania. *Bulletin Scandinavian Baltic Society for Parasitology* **14**:102-103.
- Marks, C. A., and T. E. Bloomfield. 2006. Home-range size and selection of natal den and diurnal shelter sites by urban red foxes (*Vulpes vulpes*) in Melbourne. *Wildlife Research* **33**:339-347.
- Martinek, K., and J. Cervený. 2002. *Echinococcus multilocularis* in populations of the Czech urban foxes. *Helminthologia* **39**:177.
- Martinek, K., L. Kolarova, and J. Cervený. 2001. *Echinococcus multilocularis* in carnivores from the Klatovy district of the Czech Republic. *Journal of Helminthology* **75**:61-66.
- Martinek, K., L. Kolarova, and J. Cervený. 2000. *Echinococcus multilocularis* in carnivores from the Klatovy district of the Czech Republic. *Public Health Nutr.* **75**(1):61-66.
- Mathis, A., and P. Deplazes. 2006. Copro-DNA tests for diagnosis of animal taeniid cestodes. *Parasitology International* **55**:S87-S90.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. Pages 883-890 in *BioScience*.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* **127**:247-260.
- Meek, P., D. Jenkins, B. Morris, A. Ardler, and R. Hawksby. 1995. Use of two human leghold traps for catching pest species. *Wildlife Research* **22**:733-739.
- Meia, J. S., and J. M. Weber. 1995. Home ranges and movements of red foxes in central Europe: stability despite environmental changes. *Canadian Journal of Zoology* **73**:1960-1966.
- Miller, J. R., and R. J. Hobbs. 2002. Conservation Where People Live and Work. *Conservation Biology* **16**:330-337.
- Miterpakova, M., P. Dubinsky, K. Reiterova, and M. Stanko. 2006. Climate and environmental factors influencing *Echinococcus multilocularis* occurrence in the Slovak Republic. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* **13**:235-242.
- Miterpakova, M., M. Vardy, N. Machkova, P. Giraudoux, K. Reiterkova, and K. Hlasova. 2004. Temporal and spatial analysis of the *Echinococcus multilocularis*

- occurrence in the Slovak Republic. International Archive of Hydatidology **35**:129.
- Moen, R., J. Pastor, and J. Cohen. 1997. Accuracy of GPS telemetry collar locations with differential correction. Journal of Wildlife Management **61**:530-539.
- Moen, R., J. Pastor, J. Cohen, and C. C. Schwartz. 1996. Effect of moose movement and habitat use on GPS collar performance. Journal of Wildlife Management **60**.
- Monnier, P., F. Cliquet, M. Aubert, and S. Bretagne. 1996. Improvement of a polymerase chain reaction assay for the detection of *Echinococcus multilocularis* DNA in faecal samples of foxes. Veterinary Parasitology **67**:185-195.
- Morilhat, C. 2005. Influence du système sol-végétation-pratiques agricoles des prairies franc-comtoises sur la dynamique de population de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* Scherman Shaw,1801). Thèse de Doctorat, Université de Franche-Comté, Besançon.
- Mulder, J. L. 1985. Spatial organization, movements and dispersal in a dutch red fox (*Vulpes vulpes*) population: some preliminary results. Revue d'Ecologie (Terre Vie) **40**:133-138.
- Newman, T. J., P. J. Baker, E. Simcock, G. Saunders, P. C. L. White, and S. Harris. 2003. Changes in red fox habitat preference and rest site fidelity following a disease-induced population decline. Acta Theriologica **48**:79-91.
- Nonaka, N., M. Iida, K. Yagi, T. Ito, H. K. Ooi, Y. Oku, and M. Kamiya. 1996. Time course of coproantigen excretion in *Echinococcus multilocularis* infections in foxes and an alternative definitive host, golden hamsters. International Journal for Parasitology **26**:1271-1278.
- Nonaka, N., M. Kamiya, and Y. Oku. 2005. Towards the control of *Echinococcus multilocularis* in the definitive host in Japan. Parasitology International **55**: 263-266.
- Ohbayashi, M., R. Rausch, and F. H. Fay. 1971. On the ecology and distribution of *Echinococcus* ssp. (Cestoda: Taeniidae) and Characteristics of their development in the intermediate host.II Comparative studies on the development of larval *E. multilocularis* Leuckart1863, in the intermediate host. Japan Journal of Veterinary Research **19**:1-53.
- Oke, T. R., and G. B. Maxwell. 1975. Urban heat island dynamics in Montreal and Vancouver. Atmospheric Environment **9**:191-200.
- Olden, J. D., N. L. Poff, and M. L. McKinney. 2006. Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. Biological Conservation **127**:261-271.
- Pesson, B., and R. Carbiener. 1989. Ecologie de l'echinococcose alveolaire en Alsace : le parasitisme du renard roux (*Vulpes vulpes*). Bulletin d'Ecologie **20(4)**:295-301.

- Pétavy, A. F., and S. Deblock. 1983. Connaissance du foyer auvergnat d'echinococcose alvéolaire. *Ann Parasitol Hum Comp.* **58(5)**:439-453.
- Pétavy, A. F., S. Deblock, and B. Gilot. 1984. Detection of the larva of *Taenia multilocularis* in 2 voles (*Microtus arvalis* and *Clethrionomys glareolus*) in a focus of alveolar echinococcosis in the Massif Central (France). *C R Acad Sci. III* **299(18)**:735-737.
- Pétavy, A. F., F. Tenora, S. Deblock, and V. Sergent. 2000. *Echinococcus multilocularis* in domestic cats in France. A potential risk factor for alveolar hydatid disease contamination in humans. *Veterinary Parasitology* **87**:151-156.
- Piarroux, M., S. Bresson-Hadni, I. Capek, J. Knapp, J. Watelet, J. Dumortier, A. Abergel, A. Minello, A. Gerard, J. Beytout, R. Piarroux, B. Kantelip, E. Delabrousse, V. Vaillant, and A. D. Vuitton. 2006. Surveillance de l'échinococcose alvéolaire en France: bilan de cinq années d'enregistrement, 2001-2005. *Bulletin Epidemiologique Hebdomadaire* **27-28**:206-207.
- Piggott, M. P. 2004. Effect of sample age and season of collection on the reliability of microsatellite genotyping of faecal DNA. *Wildlife Research* **31**:485-493.
- Pinheiro, J. C., and D. M. Bates. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*, Hardcover.
- Pleydell, D. R. J., F. Raoul, F. Tourneux, F. M. Danson, A. J. Graham, P. S. Craig, and P. Giraudoux. 2004. Modelling the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infection in foxes. *Acta Tropica* **91**:253-265.
- Poulle, M. L. 1991. *Eco-ethologie du renard roux (Vulpes vulpes L.) en lorraine: Influence de mode de distribution des ressources sur le partage de l'espace et les relations interindividuelles*. Thèse de Doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Poulle, M. L., M. Artois, and J. J. Roeder. 1994. Dynamics of spatial relationships among members of a fox group (*Vulpes vulpes*: Mammalia: Carnivora). *Journal of Zoology* **233**:93-106.
- Powell, R. A. 2000. Animal home range and territories and home range estimators. Pages 65-110 in *Research Techniques in Animal ecology: Controverses and Consequences*. Colombia University Press, New York.
- Quéré, J. P., F. Raoul, P. Delattre, and P. Giraudoux. 2000. An index method applicable at landscape scale to estimate relative population densities of the common vole (*Microtus arvalis*). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **55**:25-32.
- R Development Core Team. 2004. R: A language and environment for statistical computing. in *R. F. f. S. Computing*, editor., Vienna, Austria.
- Raoul, F. 2001. *Ecologie de la transmission d' Echinococcus multilocularis chez le renard dans l'Est de la France: dépendance au paysage et à la relation proie-prédateur ?* Thèse de Doctorat, Université de Franche-Comté, Besançon.

- Raoul, F., V. Depierre, R. Scheifler, R. Mass, A. F. Petavy, D. Vuitton, and P. Giraudoux. 1999. Landscape effect on *Echinococcus multilocularis* winter prevalence in foxes in the Jura massif, France. *Helminthologia* **36 Suppl.**:48.
- Raoul, F., P. Deplazes, Nonaka N., Piarroux R., Vuitton A.D., and G. P. 2001. Assessment of the epidemiological status of *Echinococcus multilocularis* in foxes in France using ELISA coprotests on fox faeces collected in the field. *International Journal for Parasitology* **31**:1579-1588.
- Raoul, F., D. Michelat, M. Ordinaire, Y. Decote, M. Aubert, P. Delattre, P. Deplazes, and P. Giraudoux. 2003. *Echinococcus multilocularis*: secondary poisoning of fox population during a vole outbreak reduces environmental contamination in a high endemicity area. *International Journal for Parasitology* **33**:945-954.
- Rathke, D., and U. Broring. 2005. Colonization of post-mining landscapes by shrews and rodents (Mammalia: Rodentia, Soricomorpha). *Ecological Engineering* **24**:149-156.
- Rausch, R., and E. L. Schiller. 1951. Hydatid disease (echinococcosis) in Alaska and the importance of rodent intermediate host. *Science* **113**:57.
- Rausch, R. L. 1995. Life-cycle patterns and geographic distribution of *Echinococcus* species. Pages 89-134 in R. C. A. Thompson and A. J. Lymbery, editors. *Echinococcus and hydatid disease*. CAB International, Wallingford_Oxon.
- Rausch, R. L., F. H. Fay, and F. S. Williamson. 1990a. The ecology of *Echinococcus multilocularis* (Cestoda: Taeniidae) on St. Lawrence Island, Alaska. II. Helminth populations in the definitive host. *Ann Parasitol Hum Comp* **65**:131-140.
- Rausch, R. L., J. F. Wilson, and P. M. Schantz. 1990b. A programme to reduce the risk of infection by *Echinococcus multilocularis*: the use of praziquantel to control the cestode in a village in the hyperendemic region of Alaska. *Annal of Tropical Medecine and Parasitology* **84**:239-250.
- Rempel, R. S., and A. R. Rodgers. 1997. Effects of differential correction on accuracy of a GPS animal location system. *Journal of Wildlife Management* **61**:525-530.
- Rempel, R. S., A. R. Rodgers, and K. F. Abraham. 1995. Performance of a GPS animal location system under boreal forest canopy. *Journal of Wildlife Management* **59**:543-551.
- Richomme, C. 2002. Etude du renard roux, *Vulpes vulpes*, dans la ville de Nantes: régime alimentaire et helminthologie intestinale. Thèse de Doctorat Vétérinaire, Nantes.
- Robardet, E. 2004. Estimation de l'infestation vulpine par *Echinococcus multilocularis* en agglomération Nancéienne. DEA Environnement Santé Société, Université de Franche-Comté, Besançon.
- Romig, T. 2002. Spread of *Echinococcus multilocularis* in Europe? Cestode Zoonoses: Echinococcosis and Cysticercosis. **341**:65-80.

- Romig, T., B. Bilger, A. Dinkel, M. Merli, and U. Mackenstedt. 1999a. *Echinococcus multilocularis* in animal hosts : new data from western Europe. *Helminthologia* **36**(3):185-191.
- Romig, T., B. Bilger, A. Dinkel, M. Merli, D. Thoma, R. Will, U. MacKenstedt, and R. Lucius. 2007. Impact of praziquantel baiting on intestinal helminths of foxes in southwestern Germany. *Helminthologia* **44**:137-144.
- Romig, T., B. Bilger, and U. Mackenstedt. 1999b. Current spread and epidemiology of *Echinococcus multilocularis*. *Dtsch Tierarztl Wochenschr.* **106**:8:352-357.
- Romig, T., A. Dinkel, and U. Mackenstedt. 2006a. The present situation of echinococcosis in Europe. *Parasitology International* **55**:S187-S191.
- Romig, T., D. Thoma, and A. K. Weible. 2006b. *Echinococcus multilocularis*: a zoonosis of anthropogenic environments? *Journal of Helminthology* **80**:207-212.
- Ruette, S., and P. Stahl. 2003. Comparaison entre les comptages nocturnes de renards réalisés en dix ans d'intervalles dans neuf régions françaises. *Faune sauvage* **258**:47-49.
- Saitoh, T., and K. Takahashi. 1998. The role of vole populations in prevalence of the parasite (*Echinococcus multilocularis*) in foxes. *Research in Population Ecology* **40**:97-105.
- Saunders, G., P. C. L. White, and S. Harris. 1997. Habitat utilisation by urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the implications for rabies control. Pages 497-510 in *Mammalia*.
- Saunders, G., P. C. L. White, S. Harris, and J. M. V. Rayner. 1993. Urban foxes (*Vulpes vulpes*): Food acquisition, time and energy budgeting of a generalized predator. Pages 215-234 in *Symposia of the Zoological Society of London*.
- Schantz, P., J. Chai, P. S. Craig, J. Eckert, D. J. Jenkins, and C. N. L. Macpherson. 1995. Epidemiology and control of hydatid disease. Pages 233-331 in R. C. A. Thompson and A. J. Lymbery, editors. *Echinococcus and hydatid disease*. CAB International, Wallingford_Oxon.
- Schelling, U., W. Frank, R. Will, T. Romig, and R. Lucius. 1997. Chemotherapy with praziquantel has the potential to reduce the prevalence of *Echinococcus multilocularis* in wild foxes (*Vulpes vulpes*). *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* **91**:179-186.
- Scherrer, B. 1984. *Biostatistiques*, Gëtan Morin edition edition, Paris.
- Schmidt, N. M., H. Olsen, M. Bildsoe, V. Sluydts, and H. Leirs. 2005. Effects of grazing intensity on small mammal population ecology in wet meadows. *Basic and Applied Ecology* **6**:57-66.
- Schweiger, A., R. W. Ammann, D. Candinas, P.-A. Clavien, J. Eckert, B. Gottstein, N. Halkic, B. Muellhaupt, B. M. Prinz, J. Reichen, P. E. Tarr, P. R. Torgerson, and

- P. Deplazes. 2007. Human alveolar echinococcosis after fox population increase, Switzerland. *Emerging Infectious Diseases* **13**:878-882.
- Seaman, D. E., and R. A. Powell. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* **77**:2075-2085.
- Shochat, E., P. S. Warren, S. H. Faeth, N. E. McIntyre, and D. Hope. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:186-191.
- Sigaud, F. 2003. L'échinococcose alvéolaire en milieu urbain : définition d'une stratégie d'étude au travers de l'exemple de l'agglomération d'Annemasse. Thèse de doctorat vétérinaire, Lyon.
- Silverman, B. W. 1986. *Density Estimation for Statistics and Data Analysis*. Chapman & Hall, New York.
- Smith, D. A., K. Ralls, B. L. Cypher, H. O. Clark Jr., P. A. Kelly, D. F. Williams, and J. E. Maldonado. 2006. Relative abundance of endangered San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*) based on scat-detection dog surveys. *Southwestern Naturalist* **51**:210-219.
- Smith, D. A., K. Ralls, B. L. Cypher, and J. E. Maldonado. 2005. Assessment of scat-detection dog surveys to determine kit fox distribution. *Wildlife Society Bulletin* **33**:897-904.
- Smith, D. A., K. Ralls, A. Hurt, B. Adams, M. Parker, B. Davenport, M. C. Smith, and J. E. Maldonado. 2003. Detection and accuracy rates of dogs trained to find scats of San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *Animal Conservation* **6**:339-346.
- Spitz, F. 1969. L'échantillonnage des populations de petits mammifères. Pages 153-188 in *Problèmes d'écologie: L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson, Paris.
- Spitz, F., H. Le Louarn, A. Poulet, and B. Dassonville. 1974. Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **28**:564-578.
- Sreter, T., Z. Szell, Z. Egyed, and I. Varga. 2003. *Echinococcus multilocularis*: an emerging pathogen in Hungary and Central Eastern Europe? *Emerg Infect Dis* **9**:384-386.
- Stahl, P. 1986. La chat forestier d'Europe (*Felis silvestris*): Exploitation des ressources et organisation spatiale. Thèse de Doctorat. Université de Nancy I, Nancy.
- Staubach, C., H. H. Thulke, K. Tackmann, M. Hugh-Jones, and F. J. Conraths. 2001. Geographic information system-aided analysis of factors associated with the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infections of foxes. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **65**:943-948.

- Stephens, D. W., and J. R. Krebs. 1986. Foraging Theory. *in*. Princeton University Press, Princeton.
- Stieger, C., D. Hegglin, G. Schwarzenbach, A. Mathis, and P. Deplazes. 2002. Spatial and temporal aspects of urban transmission of *Echinococcus multilocularis*. *Parasitology* **124**:631-640.
- Swihart, R. K., and N. A. Slade. 1985. Influence of sampling interval on estimates of home range size. *Journal of Wildlife Management* **49**:1019-1025.
- Tackmann, K., U. Loschner, H. Mix, C. Staubach, H. H. Thulke, and F. J. Conraths. 1998. Spatial distribution patterns of *Echinococcus multilocularis* (Leuckart 1863) (Cestoda: Cyclophyllidae: Taeniidae) among red foxes in an endemic focus in Brandenburg, Germany. *Epidemiology and Infection* **120**:101-109.
- Tackmann, K., U. Loschner, H. Mix, C. Staubach, H.-H. Thulke, M. Ziller, and F. J. Conraths. 2001. A field study to control *Echinococcus multilocularis*-infections of the red fox (*Vulpes vulpes*) in an endemic focus. *Epidemiology and Infection* **127**:577-587.
- Teagle, W. G. 1967. The fox in the London suburbs. *London Naturalist*:44-68.
- Thomas, D., and E. Taylor. 1990. Study designs and tests for comparing resource use and availability. *Journal of Wildlife Management* **54**:322-330.
- Travaini, A., R. Laffitte, and M. Delibes. 1996. Leg-hold trapping red fox (*Vulpes vulpes*) in Donana National Park: efficiency, selectivity and injuries. *Journal of Wildlife Research* **1**:52-56.
- Trewhella, W. J., Harris S., and M. F.E. 1988. Dispersal distance, home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *Journal of Applied Ecology* **25**:423-434.
- Tsukada, H., K. Hamazaki, S. Ganzorig, T. Iwaki, K. Konno, J. T. Lagapa, K. Matsuo, A. Ono, M. Shimizu, H. Sakai, Y. Morishima, N. Nonaka, Y. Oku, and M. Kamiya. 2002. Potential remedy against *Echinococcus multilocularis* in wild red foxes using baits with anthelmintic distributed around fox breeding dens in Hokkaido, Japan. *Parasitology* **125**:119-129.
- Tsukada, H., Y. Morishima, N. Nonaka, Y. Oku, and M. Kamiya. 2000. Preliminary study of the role of red foxes in *Echinococcus multilocularis* transmission in the urban area of Sapporo, Japan. *Parasitology* **120** (Pt 4):423-428.
- Van der Giessen, J., A. de Vries, M. L. Chu, J. Mulder, P. Teunis, and K. Takumi. 2005. *Echinococcus multilocularis*: increasing presence in the southern border area in the Netherlands. *Bulletin Scandinavian Baltic Society for Parasitology* **14**:156.
- Van der Giessen, J. W. B., Y. B. Rombout, J. H. Franchimont, L. P. Limper, and W. L. Homan. 1999. Detection of *Echinococcus multilocularis* in foxes in The Netherlands. *Veterinary Parasitology* **82**:49-57.

- Veit, P., B. Bilger, V. Schad, J. Schafer, W. Frank, and R. Lucius. 1995. Influence of environmental factors on the infectivity of *Echinococcus multilocularis* eggs. *Parasitology* **110** (Pt 1):79-86.
- Vervaeke, M., P. Dorny, F. Vercammen, S. Geerts, J. Brandt, K. Van Den Berge, and R. Verhagen. 2003. *Echinococcus multilocularis* (Cestoda, Taeniidae) in Red foxes (*Vulpes vulpes*) in northern Belgium. *Veterinary Parasitology* **115**:257-263.
- Viel, J. F., P. Giraudoux, V. Abrial, and S. Bresson-Hadni. 1999. Water vole (*Arvicola terrestris* scherman) density as risk factor for human alveolar echinococcosis. *American Journal of Tropical Medecine and Hygiene* **61**:559-565.
- Vogel, H. 1960. Tiere als natuerliche wirte des *Echinococcus multilocularis* in Europa. *Z Tropenmed Parasit.* **11**:36-42.
- Voigt, D. R., and D. W. Macdonald. 1984. Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zoologica Fennica* **171**:261-265.
- Webbon, C. C., P. J. Baker, and S. Harris. 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology* **41**:768-779.
- Weber, J. M., and S. Aubry. 1993. Predation by foxes, *Vulpes vulpes*, on the fossorial form of water vole, *Arvicola terrestris* scherman, in western switzerland. *Journal of Zoology London* **229**:553-559.
- White, P. C. L., G. Saunders, and S. Harris. 1996. Spatial-temporal patterns of home range use by foxes (*Vulpes vulpes*) in urban environments. *Journal of Animal Ecology* **65**:121-125.
- Witt, H. 1980. The diet of the red fox. Questions about method. Pages 65-69 in E. e. Zimen, editor. *The red fox*. Biogeographica, The Hage.
- Woollard, T., and H. S. 1990. A behavioural comparison of dispersing and non-dispersing foxes (*Vulpes vulpes*) and an evaluation of some dispersal hypotheses. *Journal of Animal Ecology* **59**:709-722.
- Worton, B. J. 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* **70**:164-168.
- Yimam, A. E., N. Nonaka, Y. Oku, and M. Kamiya. 2002. Prevalence and intensity of *Echinococcus multilocularis* in red foxes (*Vulpes vulpes schrencki*) and raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides albus*) in Otaru City, Hokkaido, Japan. *Japan Journal of Veterinary Research* **49**:287-296.
- Zarlenga, D. S., and J. Higgins. 2001. PCR as a diagnostic and quantitative technique in veterinary parasitology. *Veterinary Parasitology* **101**:215-230.

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Représentation schématique des différents moyens d'adaptation d'un pathogène aux environnements urbanisés. Rouge : infecté. Rouge dégradé : infecté à moindre sensibilité. Blanc : sain. Carré, triangle, rond : espèces différentes.	3
Figure 2: Distribution géographique d' <i>E. multilocularis</i> en Europe (d'après Romig et al. 2006).	9
Figure 3: Le concept de filtres (d'après Combes 2001).	10
Figure 4: Facteurs influençant la transmission d' <i>Echinococcus multilocularis</i> (d'après Giraudoux et al. 2003).	12
Figure 5: Facteurs affectant le cycle urbain d' <i>E. multilocularis</i> d'après Deplazes et al. (2004). L'importance relative du facteur, selon le niveau d'urbanisation, est indiquée par la hauteur des barres.	18
Figure 6: Présentation de la zone d'étude avec les zones urbaine, péri-urbaine et rurale.	21
Figure 7: Thématiques d'études abordées dans ce mémoire.	22
Figure 8: Prévalence d' <i>E. multilocularis</i> prédites en fonction du niveau d'urbanisation.	32
Figure 9: Distribution spatiale de l'infection du renard roux par <i>E. multilocularis</i> , a) Distribution des cas positifs et négatifs et représentation des prévalences par zone ; b) Distribution des cas positifs et négatifs et courbes de tendance des prévalences d' <i>E. multilocularis</i>	34
Figure 10: Représentation schématique des niveaux d'urbanisation et gradients de prévalences vulpines d' <i>E. multilocularis</i> associés, Gris : zone urbaine; Rouge et blanc : zone péri-urbaine ; Rouge : zone rurale ; Orange : zone résidentielle ; Orange clair : zone frontalière, *prévalences hivernales.	36
Figure 11: Prévalences de l'infection chez les renards de la ville de Zürich et de la ville de Nancy.	37
Figure 12: Localisation des différentes parcelles échantillonnées.	45
Figure 13: Evolution saisonnière des captures de micromammifères réalisées dans les friches urbaines.	50
Figure 14: (a) Densités relatives de <i>Microtus sp.</i> observées dans les divers milieux selon la saison. (b) Densités relatives d' <i>A. terrestris</i> observées selon la saison.	55
Figure 15: Répartition géographique des densités relatives de <i>Microtus sp.</i> (a) et d' <i>A. terrestris</i> (b). Un cercle correspond à une densité relative pour une saison donnée.	56
Figure 16: Fréquences d'occurrence des micromammifères dans les fèces de renards collectées dans les zones urbaine, périurbaine et rurale.	57
Figure 17: Densités relatives de <i>Microtus sp.</i> et fréquences relatives d'apparition du rongeur dans les fèces pour chaque niveau d'urbanisation.	58
Figure 18: Densités relatives de <i>A. terrestris</i> et fréquences relatives d'apparition du rongeur dans les fèces pour chaque niveau d'urbanisation.	58
Figure 19: Comparaison des fréquences d'occurrence de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>A. terrestris</i> dans le régime alimentaire du renard roux en fonction du matériel biologique utilisé (fèces (n=190) versus contenus stomacaux (n=116)).	66
Figure 20: Distribution géographique des densités de fèces (n fèces par intervalles de 10 mètres). Un cercle correspond à une densité parcellaire de fèces à une saison donnée.	93

Figure 21:	Distribution spatiale des densités optiques de fèces et courbes de tendance des densités optiques prédites à partir du modèle. Un cercle correspond à la mesure de DO effectuée sur une crotte découverte à l'endroit repéré.	101
Figure 22:	Domaines vitaux (UD 95%) des individus équipés estimés selon la méthode kernel (h fixé à 100).	119
Figure 23:	Distribution des localisations nocturnes des sept renards urbains dans les types de milieu considérés.	120
Figure 24:	Analyse de sélection d'habitat des individus urbains. a) Diagramme des valeurs propres. b) Carte factorielle.	121
Figure 25:	Ensemble des trajectoires obtenues à partir de l'équipement des renards par les colliers GPS.	122
Figure 26:	Trajectoire réalisée par l'individu M8 (intervalles de 5 minutes).	123
Figure 27:	Deux trajectoires réalisées à 4 semaines d'intervalles par l'individu M6 (un point toutes les 15 minutes).	124
Figure 28:	Trajectoires réalisées par l'individu M1 à intervalles d'une semaine (un point toutes les 15 minutes).	125
Figure 29:	Trajectoires réalisées par l'individu M1 à intervalles d'une semaine (un point toutes les 15 minutes) (suite).	126
Figure 30:	Exemple de trajectoires de renards urbains estimées à partir d'intervalles de 15 minutes. a= F2a ; b=M5.	127
Figure 31:	Trajectoires réalisées par l'individu M6 à intervalles d'une semaine (un point toutes les 5 minutes).	128
Figure 32:	Trajectoires réalisées par l'individu M4 à intervalles d'une semaine (un point toutes les 5 minutes).	129
Figure 33:	Trajectoires réalisées par l'individu F2b à intervalles d'une semaine (un point toutes les 5 minutes).	130
Figure 34:	Pourcentage des sites dans lesquels les renards suivis ont passés plus de 5 minutes (zébré) ou moins de 5 minutes (pointillé) en fonction du type de ressource disponible sur ces sites.	132
Figure 35:	Thématiques d'étude abordées dans ce mémoire.	137
Figure 36:	Comparaison schématique de la dynamique spatiale du parasite en milieu urbain, péri-urbain et rural.	143

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1:	Prévalence d' <i>E. multilocularis</i> observée chez le renard roux en fonction du niveau d'urbanisation, de la saison, de l'année, de la classe d'âge et du sexe. .	30
Tableau 2:	Comparaison des modèles testés pour mesurer l'influence de variables environnementales sur l'infection par <i>E. multilocularis</i> . LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike. En gras : modèle sélectionné.	31
Tableau 3:	Comparaison des modèles envisagés pour expliquer l'infection par <i>E. multilocularis</i> . LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike.	33
Tableau 4:	Distribution des charges parasitaires en fonction du niveau d'urbanisation et de la classe d'âge.	35
Tableau 5:	Recherche de l'influence de l'urbanisation sur les indices de présence de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>Arvicola terrestris</i> dans les milieux prairiaux et les jardins. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike ; ninter : nombre d'intervalles parcourus ; zone _a : zone péri-urbaine et rurale ; zone _b : zone péri-urbaine et urbaine ♦ : modèles de quasi-Poisson. En gras : modèle sélectionné.	51
Tableau 6:	Comparaison des modèles expliquant les indices de présence de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>Arvicola terrestris</i> sur la zone d'étude. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike ; ninter : nombre d'intervalles parcourus ; ♦ : modèles de quasi-Poisson. En gras : modèle sélectionné.	53
Tableau 7:	Coefficients des modèles et intervalle de confiance des coefficients des modèle expliquant ♦ : modèles de Quasi-Poisson. En gras : coefficient significatif.	54
Tableau 8:	Distribution des fèces et des indices positifs en <i>Microtus sp.</i> et en <i>A. terrestris</i> en fonction des variables environnementales étudiées. ninter : nombre d'intervalles parcourus ; IKA fèces : indices kilométriques d'abondance de fèces ; mapos/100inter : nombre d'intervalles positifs en <i>Microtus sp.</i> pour 100 intervalles parcourus ; atpos/100inter : nombre d'intervalles positifs en <i>A. terrestris</i> pour 100 intervalles parcourus.	94
Tableau 9:	Comparaison des modèles expliquant l'influence de la saison, du milieu et du niveau d'urbanisation sur les densités de fèces. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre ; Δ_i : différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc ; w_i : poids d'Akaike ; ninter : nombre d'intervalles parcourus.	95
Tableau 10:	Comparaison des modèles expliquant l'influence de la saison, du milieu et des densités de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>A. terrestris</i> sur les densités de fèces. LL : log-	

vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre; Δ_i :différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc de l'analyse; w_i : poids d'Akaike ;ninter : nombre d'intervalles parcourus ;mapos= nombre d'intervalles positifs pour la présence de <i>Microtus sp.</i> ; atpos= nombre d'intervalles positifs pour la présence d' <i>A. terrestris</i>	96
Tableau 11: Coefficients des modèles et intervalles de confiance des paramètres du modèle expliquant la distribution des fèces.....	97
Tableau 12: Densités optiques des fèces collectées en fonction des variables environnementales étudiées. DO _{spé} : DO spécifique d' <i>E.m.</i> ; DO _{nonspé} : DO non spécifique d' <i>E.m.</i> (Do de contrôle – Do spécifique).	98
Tableau 13: Comparaison des modèles expliquant l'influence du niveau d'urbanisation sur les densités optiques des fèces. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike; Δ_i :différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc de l'analyse; w_i : poids d'Akaike ;ninter : nombre d'intervalles parcourus ;mapos= nombre d'intervalles positifs pour la présence de <i>Microtus sp.</i> ; atpos= nombre d'intervalles positifs pour la présence d' <i>A. terrestris</i>	99
Tableau 14: Comparaison des modèles expliquant l'influence de la saison. du milieu et des densités de <i>Microtus sp.</i> et d' <i>A. terrestris</i> sur les densités optiques des fèces. LL : log-vraisemblance maximisée ; K : nombre de paramètres estimés ; n/K : nombre d'observations/K ; AICc : Critère d'information d'Akaike de second ordre; Δ_i :différence entre l'AICc et la plus faible valeur d'AICc de l'analyse; w_i : poids d'Akaike ;ninter : nombre d'intervalles parcourus ;mapos= nombre d'intervalles positifs pour la présence de <i>Microtus sp.</i> ; atpos= nombre d'intervalles positifs pour la présence d' <i>A. terrestris</i> . En gras : Modèle sélectionné.	100
Tableau 15: Renards équipés de colliers GPS et suivis de janvier 2006 à avril 2007 dans l'agglomération de Nancy. F2a et F2b correspondent au rééquipement du même individu F2 par deux types de colliers différents. Temps récup. collier : Temps nécessaire pour récupérer le collier GPS. CD : collier à correction différentielle. En gras : Diagnostiqué positif en <i>E. multilocularis</i> par SCT.....	113
Tableau 16: Résumé de l'ensemble des données collectées par animal. N loc.= nombre de localisations. F2a et F2b correspondent au même animal qui a été successivement équipé par deux colliers. En gras. individus suivis par un collier à correction différentielle.	117
Tableau 17: Superficie (ha) des domaines vitaux des renards roux suivis de janvier 2006 à avril 2007 dans l'agglomération de Nancy (UD à 95% et à 50%).	118
Tableau 18: Mode de sélection de l'habitat par les renards équipés de colliers GPS et suivis de janvier 2006 à avril 2007 dans la zone urbaine de l'agglomération de Nancy. La disponibilité de chaque habitat est exprimée en pourcentage du domaine vital de l'animal. Le nombre de localisation de chaque animal dans chaque habitat est indiqué entre parenthèses et en gras.	118
Tableau 19: Distances parcourues lors des trajectoires réalisées par les renards équipés de colliers GPS de janvier 2006 à avril 2007 dans l'agglomération de Nancy. dist.= distance en mètres.Min : minimum.Max : maximum.	131

RESUME

L'Echinococcose Alvéolaire est une zoonose mortelle transmise à l'Homme par l'ingestion des œufs du tœnia *Echinococcus multilocularis*. Le cycle du parasite fait intervenir un carnivore comme hôte définitif (principalement le renard roux) et des campagnols prairiaux (*Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*) comme hôtes intermédiaires. Depuis une vingtaine d'années, les observations de plus en plus fréquentes de renards urbains ont suscité de nombreuses questions sur l'augmentation du risque de contamination humaine à cause de cette proximité des renards. Des études récentes ont montré la présence d'*E. multilocularis* chez le renard urbain avec des prévalences très variables.

Cependant, les conditions du développement de ce parasite dans les milieux urbanisés sont peu documentées. Les travaux présentés proposent d'améliorer la compréhension du cycle d'*E. multilocularis* dans de tels milieux. Un suivi de l'infection vulpine par collecte de cadavres a mis en évidence un gradient d'infection décroissant du milieu rural au milieu urbain. Le long de ce gradient, différents milieux ont été régulièrement échantillonnés et ont montré l'importance pour le renard roux de la disponibilité en *Microtus sp.* dans les milieux friches. L'étude de la réponse alimentaire du renard roux aux variations de densités de rongeurs a montré que *Microtus sp.* était fortement consommé même lorsqu'il était faiblement présent sur le terrain alors que *A. terrestris*, en milieu péri-urbain, est consommé selon sa disponibilité. L'étude de la disponibilité en rongeurs à l'échelle de la ville montre que la consommation en hôtes intermédiaires est plus importante en milieu rural qu'en milieu urbain et que le régime alimentaire rural se caractérise par une prédominance de *Microtus sp.* par rapport à *A. terrestris* alors que ces différences sont pas présentes en milieu urbain. La répartition des fèces de renard roux est corrélée aux densités de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris*, soulignant les possibilités d'existence du cycle parasitaire quel que soit le niveau d'urbanisation. Enfin, l'étude de trajectoires de renards par utilisation de colliers GPS a permis d'observer différents types de comportements individuels qui pourraient entraîner une modulation de la dynamique spatiale de la transmission urbaine du parasite basée sur la stabilité des populations vulpines.

MOTS CLES : *Echinococcus multilocularis*, renard roux, milieux urbanisés, éco-éthologie, épidémiologie

ABSTRACT

Alveolar Echinococcosis is a lethal zoonosis transmitted to humans by the ingestion of eggs of the tœnia *Echinococcus multilocularis*. The cycle of the parasite needs a carnivore as definitive host (mainly the red fox) and the common and water voles (*Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*) as intermediate hosts. Since 20 years, the more and more common observations of urban foxes gave rise to many questions about the possible increased risk of transmission to man due to the proximity of foxes. Recent studies showed the presence of *E. multilocularis* in urban foxes with variable prevalence.

However, the conditions of the development of this parasite in the urbanized area are few documented. Work presented here proposes to improve comprehension of the cycle of *E. multilocularis* in such urbanized area. A monitoring of the red fox infection by collection of road kills or trapped animals highlighted a "rural to urban" decreasing gradient of infection. Along this gradient, different habitats were regularly sampled; this study showed the importance for the red fox of the availability of *Microtus sp.* in waste land landscape. The study of the adaptation of its diet by red fox to the variations of rodents densities showed that the *Microtus sp.* was highly consumed even when it was poorly represented in the field whereas in peri-urban area, *A. terrestris*, is consumed according to its availability. Taking in account the availability of rodents on the scale of the city, it was shown that the consumption of intermediate hosts is more important in rural area than in urban area and that the rural diet exhibits a predominance of *Microtus sp.* versus *A. terrestris* whereas these differences are lacking in urban area. The distribution of faeces of the red fox appeared correlated with the densities of *Microtus sp.* and *A. terrestris*, underlining the possibilities of closing the parasitic cycle whatever the urbanization level. Lastly, the study of foxes movements using GPS collars has allowed to observe various types of behaviours which could induce a modulation in the space dynamics of the urban transmission of the parasite based on the stability of the local red fox populations.

KEY-WORDS : *Echinococcus multilocularis*, red fox, urbanised area, eco-ethology, epidemiology